ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 69

7

ИЮЛЬ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1984

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*.
Корректоры *Т. А. Бравая* и *И. А. Корзинина*

Сдано в набор 9.04.84. Подписано к печати 10.07.84. М-30819. Формат бумаги 70×108 1/16.
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 11.2.
Усл. кр.-отт. 11.73. Уч.-изд. л. 13.55. Тираж 2202. Тип. зак. 1409.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение. 199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК (634.948+581.526.53) : (798)

Б. А. Юрцев

ЛЕСОСТЕПНЫЕ МЕЗОЛАНДШАФТЫ ЮЖНЫХ СКЛОНОВ В СЕВЕРОТАЕЖНЫХ РАЙОНАХ ВОСТОЧНОЙ АЛЯСКИ

B. A. YURTSEV. FOREST-STEPPE MESO-LANDSCAPES OF SOUTH-FACING SLOPES IN THE NORTHERN TAIGA PARTS OF THE EASTERN ALASKA

Приводятся описания основных типов сообществ сухих южных склонов в континентальных северотаежных районах Восточной Аляски (Юрцев, 1984): степей (включая полукустарничковые полынники), остепненных тополево-осиновых колков и кустарниковых зарослей, сообществ Calamagrostis purpurascens—Arctostaphylos uva-ursi. Лесокустарниковые ценозы во многих отношениях ближе к степям, нежели к зональной тайге, что говорит о лесостепной природе данных мезоландшафтов (Юрцев,1981). Обедненность степей таежного высотного пояса Аляски и Северо-Восточной Якутии криофитами (арктоальпийцами) не исключает того, что эти сообщества — реликты криоксерических (тундростепных) ландшафтов позднеплейстоценовой Берингии: сухие южные склоны будучи не только самыми сухими, но и самыми жаркими экотопами в пределах таежного пояса могли послужить убежищами лишь для теплоустойчивых степных компонентов «тундростепи», тогда как криофильные компоненты пережили голоценовую экспансию таежных комплексов главным образом в субальпийском и альпийском высокогорных поясах (Hoefs e. a., 1975) и в Арктике. Приводимые в статье описания криофитно-лугостепного и петрофитно-тундростепного сообществ из окрестностей оз. Галбрас (северная окраина хр. Брукса) — первые свидетельства о произрастании этих типов сообществ на Арктической Аляске.

В более ранней публикации (Юрцев, 1984) была показана значительная роль безлесных степных склонов в сложении северотаежных ландшафтов ряда внутренних районов Восточной Аляски (долины рек Коппер и Юкон); рассмотрены состав и строение экстразональной степной растительности Аляски, ее отношение к трем крупным соседним степным флороценотипам — прерий, внутреннекордильерскому и северовосточно-азиатскому (экстразональному).

В этой статье будут рассмотрены мезоландшафты (урочища) сухих склонов в целом, включая и нестепные компоненты ландшафта. Обзор я начну серией наиболее показательных геоботанических описаний, иллюстрирующих основные структурные типы степных сообществ, о которых говорилось в предыдущей работе.

Степные полукустарничковые полынники (*Artemisia frigida*). Описание № 9 (8 VII 1981). Разнотравно-злаковый полынник на лёссе. Гористый правый берег р. Коппер близ дер. Читина; нижняя часть обширного степного склона с осиновыми колками по уступам, экспозиция южная, крутизна 35°. Проективное покрытие (ПП) сосудистых растений 80% (полыни — 70, злаков — 5—8, разнотравья — 4—5, в том числе однолетников — 2—3%), корковых лишайников — 5%. Полукустарнички: *A. frigida* (cop$_3$, высота 25—35 см). Злаки: *Calamagrostis purpurascens* (sol—gr), *Poa glauca* s. l.[1] (sol—gr), *Poa* sp. cf. *P. ampla* (un), *Bromus pumpellianus* (sol), *Roegneria pauciflora* (B, rar). Разнотравье, многолетники: *Lesquerella arctica* (sol/rar), *Antennaria compacta* (un—gr), *Linum lewisii* (B, sol); моно- и олигокарпики: *Lappula occidentalis*

[1] Здесь и ниже имеется в виду ксероморфная раса, близкая к чукотскому *P. arctosepporum* Jurtz. et Probat.

(B, sp—cop_1), *Arabis hoelboellii* (B, cop_{1-2}). Соотношение групп видов аБ : В : A=60 : 40 : 0.[2]

Описание № 13 (9 VII). Злаковый полынник на лёссе с корковыми лишайниками. Нижняя часть крутого южного склона коренного левого берега р. Тонзины близ места ее впадения в р. Коппер. ПП общее 65% (полыни — 35—40, злаков — 15—20, лишайников — 30%). *Artemisia frigida* (cop_1—gr); *Elytrigia yukonensis* (B, cop_3); *Rosa acicularis* (sp—gr, высота 25 см); *Oxytropis varians* (B, sol), *Linum lewisii* (B, sol), *Arabis hoelboellii* (B, rar). Вне контура площадки: *Plantago canescens* subsp. *septata* (B), *Solidago multiradiata*, *Calamagrostis purpurascens*. Соотношение аБ: В : A=44 : 56 : 0.

Описание № 22 (11 VII). Разнотравный полынник с отдельными низкими кустиками шиповника. Гористый левый берег р. Юкон между обрывами Игл и Калико, юго-восточный склон крутизной 35° (нижняя половина), щебневато-мелкоземистый делювий песчаника. ПП сосудистых растений 60% (полыни — 50, шиповника — 5, разнотравья — 5, злаков — 1%), мхов — 5—10% (преобладают *Tortula ruralis*, *Bryum argenteum*), лишайников — 10% (в том числе *Parmelia taractica* — 3—4%; кроме нее, виды родов *Parmelia*, *Aspicilia*, *Caloplaca*, *Collema*, *Lecanora*, *Cladonia*). *Artemisia frigida* (cop_3, высота 20—35 см); *Rosa acicularis* (sol—gr), *Roegneria pauciflora* (B, rar—gr); *Potentilla pensylvanica* (sp—gr), *Pentastemon gormanii* (A, rar), *Solidago decumbens* subsp. *oreophila* (A, sol); *Androsace septentrionalis* (rar); *Orobanche fasciculata* (B ?, rar, паразит на полыни). Соотношение аБ : В : A=50 : 37.5 : 12.5.

Описание № 42 (13 VII). Злаково-разнотравный полынник с эпилитными лишайниками. Гористый правый берег Shaw Creek в 1 км от места ее впадения в р. Танану; юго-западный склон крутизной 40° (ниже — скала, выше — осочковая степь); мелкоземисто-щебнистый делювий песчаника. ПП общее 75, сосудистых —50% (в том числе полыни — 40, разнотравья — 10, злаков — 3—4%), лишайников — 40% (половина из этого числа — *Parmelia taractica*). *Artemisia frigida* (cop_1—gr), *Potentilla pensylvanica* (sol—gr, 2—3%), *Erigeron caespitosus* (B, sp gr, 4—5%); *Elytrigia spicata* (B, sol). Соотношение аБ : В : A= =50 : 50 : 0.

Разнотравно-полынно-злаковые степи (злаковники, grassland). Описание № 1 (8 VII). Холоднополынно-пырейно-мятликовая степь на лёссе. Высокий левый берег р. Коппер в 0.5 км выше устья р. Читины; выпуклый участок верхней трети южного склона крутизной 40° (снизу лёссовый склон подмывается рекой). ПП сосудистых растений 50% (живые части — 35), в том числе злаков — 35—40, полыни — 10—15, споровых — 10%. Полукустарнички: *Artemisia frigida* (sp—gr). Злаки: *Poa glauca* s. l. (cop_3, 25%), *Elytrigia yukonensis* (B, cop_3, 15%), *Calamagrostis purpurascens* (rar). Разнотравье: *Linum lewisii* (B, rar), *Plantago canescens* subsp. *septata* (B, sol/rar), *Lappula occidentalis* (B, sol). Мхи: *Tortula ruralis*, *Tortula* sp., *Hypnum* sp. Лишайники корковые из родов *Collema*, *Caloplaca*, *Rinodina*, *Lecidea*, *Toninia*, *Dermatocarpon*. Соотношение аБ : В : A=43 : 57 : 0.

Описание № 4 (8 VII). Холоднополынно-дерновиннозлаковая (мятликово-вейниковая) степь на лёссе. Ниже участка описания № 1, очень крутая (свыше 40°) средняя часть склона; выдувание и смыв лёсса. ПП 45—50%, в том числе злаков — 40 (вейника — 35, мятлика — 5%), полыни — 5, мхов — 2—3% (виды рода *Tortula*). *Artemisia frigida* (sol/sp); *Calamagrostis purpurascens* (cop_3—gr), *Poa glauca* s. l. (cop_1—gr), *Elytrigia yukonensis* (B, cop/sp); *Lesquerella arctica* (rar), *Plantago canescens* subsp. *septata* (B, rar), *Lappula occidentalis* (B, sol). Соотношение аБ : В : A=57 : 43 : 0.

Описание № 23 (11 VII). Разнотравно-холоднополынно-пырейная луговая степь с куртинами шиповника. Непосредственно выше участка описания № 22, слабо выраженная депрессия склона (выше — осиновый колок с шиповником и можжевельником). ПП общее — 95, в том числе сосудистых — 75% (до 20% —

---

[2] A — представители американских родов или секций; аБ — амфиберингийские виды и расы, известные на северо-западе Северной Америки и востоке Северной Азии (в тексте описания приводятся без индексов); В — виды, викарные степным азиатским (иногда более отдаленно родственные); указано соотношение групп сосудистых по числу видов.

ветошь злаков): злаков — 50, разнотравья — 5, полыни — 20, шиповника — свыше 5, мхов — 30% (преобладает *Tortula ruralis* — 15—20%), лишайников — 10% (*Parmelia taractica* — до 5%, виды родов *Collema*, *Cladonia*). Травостой пышный, высотой 40—50 см. Корневые отпрыски *Populus tremuloides* (B, un); *Rosa acicularis* (sp/cop_3), *Juniperus sibirica* (одна куртина); *Artemisia frigida* (sol / sp—gr); *Roegneria pauciflora* (B, cop_3—soc, 40%), *Calamagrostis purpurascens* (sol / sp, 5%), *Poa glauca* s. l. (rar), *Elytrigia spicata* (B, sol / rar—gr); *Solidago decumbens* subsp. *oreophila* (A, sol/sp), *Pulsatilla multifida* (rar). Соотношение аБ : В : А=60 : 30 : 10.

Описание № 28 (11 VII). Осочково-разнотравно-холоднополынно-злаковая (вейниково-пырейная) луговая степь с шиповником и прерывистым покровом из мелких мхов (преобладает *Tortula ruralis*). Гористый правый берег Юкона в 2 км выше обрывов Калико, крупная степная поляна, окруженная тополево-осиновой рощей с ярусом *Calamagrostis purpurascens* (в нижней крутой части склона отмечен полынник *Artemisia frigida*). Юго-западный склон крутизной 30°; делювий конгломерата (гранитоиды). ПП — 100%, в том числе сосудистых растений — 70 (до 15% ветоши): злаков — 60, осок — 10—15, шиповника — 20, полыни — 8—10, разнотравья — 15%. ПП мхов — свыше 60%. *Rosa acicularis* (cop_1, 20%), *Artemisia frigida* (sp/cop); *Elytrigia spicata* (B, cop_3, 30%), *Calamagrostis purpurascens* (cop_3, 25%), *Festuca altaica* (rar), *Poa glauca* s. l. (sp—gr, 5%); *Carex obtusata* (cop_3, 6%), *C. petasata* (B, sp—gr, 6%), *C. rossii* (B, sol—gr, 2%); *Potentilla pensylvanica* (cop/sp—gr, 1—2%), *Silene repens* (cop_{1-2}, 1—2%), *Solidago decumbens* subsp. *oreophila* (A, sol/sp), *Pulsatilla multifida* (sol—gr), *Saxifraga reflexa* (B, sol), *Arabidopsis mollis* (B, rar). Соотношение аБ : В : А= = 60 : 33.3 : 6.7.

Разнотравно-полынно-злаково-осочковые степи. Описание № 39 (13 VII). Разнотравно-твердоватоосочковая степь с полынью и эпилитными и другими лишайниками (преобладает *Parmelia taractica*). Непосредственно выше участка описания № 42 (полынник); экспозиция южная, угол 25—28°. ПП общее — 85%, в том числе сосудистых — 70, злаков — 5—6, осоки — 50 (до 30% ветоши), полыни — 2—3, разнотравья — 25%; ПП лишайников — 30—35% (*Parmelia taractica* — 15%, *Acarospora* cf. *schleicheri* 2—3%; кроме того, виды родов *Dermatocarpon*, *Collema*, *Diploschistes*, *Toninia*, *Cladonia*), мхов — 4—5% (*Tortula* sp., *Bryum argenteum* и др.). *Rosa acicularis* (rar); *Artemisia frigida* (sol—gr, 2—3%), *Calamagrostis purpurascens* (sol/sp—gr, 2%); *Elytrigia spicata* (B, sp—gr, 3%), *Poa glauca* s. l. (sol—gr, 1%); *Carex duriuscula* (cop_3, 50%); *Erigeron caespitosus* (B, cop_2—gr, 15%), *Potentilla arenosa* (cop_3, 6%), *P. pensylvanica* (sp—gr, 6—7%), *Pulsatilla multifida* (sol), *Arabis holboellii* (B, un). Соотношение аБ : В : А=72.7 : 27.3 : 0.

Описание № 40 (13 VII). Разнотравно-осочково-плаунковое эпилитнолишайниковое петрофитностепное сообщество. Замещает предыдущий вариант (№ 39) на каменистом выпуклом гребне; склон юго-восточной экспозиции. ПП общее — 85%, в том числе плаунка — 35, полыни — 3—4, злаков — 4, осок — 13, разнотравья — 10, лишайников — 50% (преобладает *Parmelia taractica*). *Artemisia frigida* (sp); *Selaginella sibirica* (cop_3); *Poa glauca* s. l. (sp), *Elytrigia spicata* (B, rar); *Carex duriuscula* (cop_3, 10%), *C. supina* subsp. *spaniocarpa* (sp—gr, 1—3%); *Erigeron caespitosus* (B, cop_1—gr, 4%), *Potentilla arenosa* (cop_2, 4%); *Arabidopsis mollis* (B, rar). Соотношение аБ : В : А=66.7 : 33.3 : 0.

Из приведенных описаний видно, что круг основных доминантов неширок и в основном повторяется в разных районах; в то же время обычно прослеживается и флористическая индивидуальность конкретных степных колоний: почти каждая из них отличается от всех или многих других присутствием определенных видов, отмечаемых здесь в разных типах сообществ, например в полынниках и злаковниках (эффект рефугиума). Сделанное ранее (Юрцев, 1984) заключение о значительном преобладании числа случаев викаризма аляскинских и северовосточно-сибирских степных растений (В) над числом случаев идентичности (аБ) не подтверждается анализом состава конкретных степных сообществ, где обычно обнаруживается перевес аБ-видов (как и в составе таежных сообществ). Этот перевес был бы еще более ощутим, если бы мы учли ценотическую роль представителей данных географических групп в степных травостоях.

Итак, флористическая индивидуальность разных степных колоний в большей мере связана со спорадическим распространением В-видов, тогда как общую основу яруса трав и полукустарничков обычно составляют аБ-виды. Своеобразие лёссовой степи (которая в зоне активной современной лёссовой седиментации, например близ устья р. Читины, существует на несформированной «полупочве» — гумусированной толще лёсса, пронизанной корнями) — в отсутствии осочковых вариантов и в повышенной роли ингредиентов-малолетников; вместо корневищно-кустовых осочек в число задернителей входят корневищно-кустовые злаки: *Elytrigia yukonensis* и *Festuca rubra* s. l. (на менее сухих участках), характерно также корнеотпрысковое растение *Plantago canescens* subsp. *septata*;[3] сходная ситуация — в верховьях Юкона близ Kluane Lake (Hoefs e. a., 1975). Интересную группу, структурно и по составу особенно близкую к соответствующим вариантам горных степей Северо-Восточной Якутии и Чукотки, представляют осочковые степи обычно с *Selaginella sibirica* и разнообразным комплексом ксеропетрофильных лишайников. В Чукотской тундре этот тип очень характерен для криофитных степей (Юрцев, 1981).

Однако в степных сообществах северотаежных районов Аляски собственно криофиты (арктические и арктоальпийские виды) отсутствуют или почти отсутствуют. Редкое исключение составляют кальцефильные криоксерофиты *Lesquerella arctica* (возможно, особая раса?) и *Erigeron compositus*, встреченные в районе устья Читины (ср.: *Gjaerevoll*, 1958); иногда отмечаемые в степи *Saxifraga tricuspidata*, *S. reflexa*, *Antennaria compacta* — гипоарктические (гемикриофильные) монтанные виды. Так как интерес к степным склонам бассейна Юкона в американской ботанической литературе проявился именно в связи с проблемой реликтов «тундростепей» Берингии (Young, 1976; Мёррей, 1979), отсутствие криофитов на этих безлесных склонах, на первый взгляд, кажется парадоксальным. Следует учесть, однако, что главными конкурентами степных растений в период голоценового потепления и гумидизации климата, смягчения зим были гипоарктические и бореальные тундровые и таежные комплексы олиготрофных кустарников и кустарничков, мхов и лишайников, также кочкообразующих осоковых трав, способствовавших выщелачиванию почвы и повсеместному формированию органогенных «подушек». Найти убежища от таких конкурентов в таежном ландшафте степные растения могли только на самых сухих экотопах — крутых, легко эродируемых склонах южных румбов; но эти же экотопы являются одновременно самыми теплыми (летом — жаркими), что и сделало почти невозможным сохранение на них криоксерофитов и других криофитов. В криоаридные интервалы позднего плейстоцена господствующие ныне мезо- (гигро-)морфные таежные и тундровые комплексы освобождали зональную арену, что крайне благоприятствовало широкому расселению и ассоциированию криоксерофильных и собственно ксерофильных элементов флоры и фауны. Итак, современные степные склоны Аляски — убежища в основном ксерофильных элементов плейстоценовых тундростепных ландшафтов; криоксерофиты же в основном сохранились либо в вышележащих поясах гор (субальпийском и альпийском; см.: Hoefs e. a., 1975), либо в Арктике.

Совершенно аналогичная ситуация наблюдается на северо-востоке Якутии, где степи горно-таежного пояса обычно лишены арктоальпийцев или крайне бедны ими; криофитные степи появляются выше — в подгольцовом поясе, встречаются в гольцовом и особенно широко распространены они в Чукотской тундре (Юрцев, 1981). В этой связи представляет особый интерес обнаружение нами впервые криофитно-лугостепного и тундростепного сообществ на Арктической Аляске у северной окраины хр. Брукса близ оз. Галбрас.

---

[3] Любопытно, что на песчаном о. Большой Роутан в Чаунской губе (Западная Чукотка) в реликтовых степных сообществах южных склонов высокой террасы характерные для лёссовой степи Аляски *Plantago canescens* subsp. *septata* и *Arabidopsis mollis* замещены очень близкими расами (*P. canescens* subsp. *jurtzevii* Tzvel., *A. bursifolia*), имеющими здесь сугубо изолированные местонахождения; степные сообщества южного склона морского берега также существуют на полупочве из эолового песка; однако доминирует здесь истинно дерновинный злак *Festuca kolymensis* s. str.; осоки отсутствуют. Вероятно, эти местонахождения — следы широкого распространения эоловой степи (или тундростепи?) в области осушавшегося полярного шельфа.

Описание № 51 (21 VII). Плаунково-разнотравно-осочковая криофитная луговая степь. Нижняя часть юго-западного склона горы, сложенной конгломератом песчаника, крутизна 25—30°, размер участка 8×8 м² (ниже невысоких останцовых скал). ПП — 90%, в том числе цветковых — свыше 85 (осок — 50, злаков — 2—3, разнотравья — 25—30, плаунка — 5—6%), мхов — 5% (*Encalypta* sp., *Bryum argenteum* и др.), лишайники — небольшая примесь. Кустарнички: *Dryas ajanensis* subsp. *beringensis* (rar). Плаунок *Selaginella sibirica* (cop_3). Злаки: *Calamagrostis purpurascens* (sol/sp), *Bromus arcticus* (sol), *Poa glauca* s. l. (sol), *Roegneria borealis* (rar/sol). Осоки: *Carex obtusata* (cop_3, 30%), *C. supina* subsp. *spaniocarpa* (cop/sp, 10%), *C. albo-nigra* (B, sol—gr). Разнотравье: *Potentilla crebridens* s. l. (cop_3), *Rumex acetosa* subsp. *pseudoxyria* (cop_1), *Artemisia tilesii* var. (sp/cop—gr), *Chamerion angustifolium* (sp/cop), *Silene repens* (sol); *Erigeron grandiflorus* (sol), *Myosotis asiatica* (sol), *Saxifraga reflexa* (B, sol), *S. tricuspidata* (B, sol—gr), *Bupleurum triradiatum* (sol), *Minuartia obtisiloba* (rar—gr). Соотношение аБ : B : A=85 : 15 : 0.

Описание № 52 (21 VII). Злаково-плаунково-разнотравно-дриадовая петрофитная тундростепь с эпилитными лишайниками. Широкая (не менее 100 м) полоса южного склона крутизной 30° выше участка описания № 51. ПП общее — 80—85%, в том числе мелких мхов — 40 (доминанты те же, что в описании № 51), лишайников — 20 (собраны B. Murray), плаунка — 10, цветковых — 50%: мелкие кустарники — 1—2, простратные кустарнички — 15—20, злаки — 2—3, осоки 1—2, разнотравье — 25%. *Pentaphylloides fruticosa* (sol, высота 10—20 см), *Dryas ajanensis* subsp. *beringensis* var. *viridis* (cop_1—gr); *Selaginella sibirica* (cop_3); *Woodsia glabella* (sol); *Calamagrostis purpurascens* (cop/sp—gr, 1—2%), *Poa glauca* s. l. (cop_1, 1—2%); *Carex rupestris* (sol—gr, 1—2%); *Potentilla crebridens* s. l. (cop_3—gr, 20%), *Minuartia obtusiloba* (cop_1—gr, 3—5%), *Silene repens* (cop_1, 1—2%), *Artemisia glomerata* (sp, 1%); *A. arctica* subsp. *ehrendorferi* (sol), *Saxifraga reflexa* (B, cop/sp), *S. tricuspidata* (B, sol—gr), *Androsace chamaejasme* subsp. *arctisibirica* (sol—gr), *Anemone multiceps* (sol), *Smelowskia porsildii* (B, sol), *Myosotis asiatica* (sol), *Bupleurum triradiatum* (sol), *Saxifraga setigera* (sol), *Hedysarum truncatum* (B, sol), *Rumex acetosa* subsp. *pseudoxyria* (rar), *Potentilla uniflora* (rar—gr), *Oxytropis bryophila* (B*, rar),[4] *Astragalus tugarinovii* (*A. lepagei*) (rar), *Erigeron grandiflorus* (un). Соотношение аБ : B : A=80.8 : 19.2 : 0 (если учесть захождение *Oxytropis bryophila* на крайний восток Чукотского п-ова, аБ повысится до 84.6%).

Более высокая доля амфиберингийских таксонов (включая циркумполярные) в обоих последних описаниях отражает повышение флористической общности Азии и горно-арктических районов Аляски. Доля криофитов составляет в рассмотренном криофитностепном сообществе 30, тундростепном — уже 57.4%! В основном — это растения сухих щебнистых горных тундр, в значительной степени те же, что в горных тундростепных и криофитностепных сообществах Чукотки. J. Ritchie и L. Cwynar (1982), подбирая современные сообщества — аналоги спорово-пыльцевых спектров холодно-сухой эпохи позднего плейстоцена Северного Юкона, приводят список растений сухих щебнистых (песчаниково-сланцевых) вершин с пятнистой разнотравно-кустарничковой тундрой; список этот, однако, содержит целый ряд чуждых упомянутым спектрам элементов, прежде всего — гипоарктические олиготрофные кустарнички и даже *Betula glandulosa*. Описание горного тундростепного сообщества (№ 52) в значительно большей степени отражает состав позднеплейстоценовых спектров (их криоксерофитную фазу).[5] Сходные по составу остепненные разнотравно-злаково-дриадово-осочково-кобрезиевые (*Kobresia myosuroides*) сообщества с резким преобладанием трав, участием *Carex obtusata* и кордильерской *C. albo-nigra* мы встречали и на южных склонах нагорных террасс известняковых гор близ

---

[4] Звездочкой отмечены викарные американские виды, найденные в одном-двух пунктах и на азиатском побережье Берингова пролива.

[5] О том, что Ritchie и Cwynar (1982) не учитывают возможности большего остепнения северного Юкона в позднем плейстоцене, говорит и сама находка (пока единственная в Северной Америке!) ленского типчака (Алексеев, 1982) в непосредственной близости от района палеопалинологических исследований Cwynar (Hanging Lake). Флористические и геоботанические исследования в этом районе представили бы огромный интерес.

оз. Галбрас. Распространение криофитностепных сообществ на арктической Аляске и севере Юкона пока остается совсем не выясненным; изучение их сулит немало интересных открытий и особенно перспективно в плане сравнения со степной и тундростепной растительностью Чукотки.

Охарактеризуем нестепные компоненты мезоландшафтов сухих южных склонов, образующие со степными закономерные сочетания: рощи тополя и осины (реже ели белой), сообщества кустарников (последние обычно образуют подлесок и в древесных рощах); в долине р. Mosquito Fork в то же сочетание входят и травянисто-кустарничковые сообщества с содоминированием степных и луговых трав и *Arctostaphylos uva-ursi* subsp. *adenotricha*. Как уже говорилось, сообщества деревьев и кустарников на рассматриваемых склонах четко приурочены к разного рода депрессиям или уступам, где иссушение почвы ослаблено. По своему составу эти сообщества имеют нетаежный характер и во многих отношениях ближе к соседним степным массивам, нежели к зональной северной тайге (то же самое можно сказать про остепненные лиственничники, сочетающиеся со степями на сухих южных склонах в бассейнах Яны, Индигирки и Колымы; подробнее см.: Юрцев, 1981). Как и в южнотаежных лиственничниках Монголии и Якутии, в моховом покрове часто доминируют мезоксерофиты *Tortula ruralis*, *Thuidium abietinum* и *Rhytidium rugosum*. Лишь на лучше увлажненных участках имеется ярус боровых кустарничков — брусники и(или) толокнянки, реже — *Arctous erythrocarpa* и *Pyrola incarnata*. Травяной покров нередко имеет общие доминанты с соседними степными сообществами, наиболее часто это *Calamagrostis purpurascens*, нередко эвриксерофильная *Artemisia frigida*, хотя обычно повышена роль мезоксерофитов (таких как *Carex obtusata*, *Silene repens*). Именно в таких светлых рощах и на их опушках встречены *Leymus innovatus*, *Artemisia laciniatiformis*. Очень характерны (суходольно) луговые виды трав, такие как виды родов *Solidago*, *Castilleja* и *Achillea borealis*, *Sanguisorba officinalis*, *Hedysarum mackenzii*, *Zygadenus elegans*. В подлеске особенно часто можно встретить *Rosa acicularis*, два стелющихся вида рода *Juniperus* (*J. sibirica*, *J. horisontalis*), также *Salix niphoclada*, *S. bebbiana*, на зарастающих щебнистых участках — лох; однако здесь достаточно обычны и другие виды кустарников таежной зоны: *Viburnum edule*, *Cornus stolonifera*, *Amelanchier alnifolia*, *Shepherdia canadensis*, которые, как и оба бореальных вида рода *Populus*, способных к образованию корневых отпрысков, более, чем ель, устойчивы к дефициту влаги. Показательно отсутствие ольховника и видов рода *Betula*.[6] Почвы, по предварительным данным А. А. Пугачева, отчасти сходны с почвами соседних степных полян, в частности имеют хорошо развитый гумусовый горизонт, насыщенный корнями (чаще аккумулятивный), однако карбонатный горизонт формируется только на степных участках (в виде карбонатных натеков на нижней стороне обломков щебня, включая делювий кислых пород). Нетаежный (остепненный) характер лесных и кустарниковых сообществ, ассоциирующихся со степными на сухих южных склонах, позволяет сделать вывод о лесостепном характере этих мезоландшафтов, или урочищ, Восточной Аляски.

Можно ли экстраполировать подобное сочетание степных, лесных и кустарниковых сообществ при реконструкции ландшафтов позднеплейстоценовой Восточной Берингии? Так отчасти и поступает S. Young (1982), предполагая широкое распространение в «Южно-Центральной» Берингии пойменных и внепойменных рощ бальзамического тополя, а в «перигляциальной» Берингии (к северу от хр. Аляскинского) — рощиц карликовой осины в пойме, на выходах же коренных пород — группировок кустарников (*Rosa*, *Juniperus*, *Pentaphylloides*, *Shepherdia*). Такое предположение не лишено оснований в большей мере в отношении тополя и кустарников. Что касается американской осины *Populus tremuloides*, то она наиболее теплолюбива из современных древесных пород внутренней Аляски (последовательность выпадения древесных пород при движении к северному пределу распространения деревьев такова: осина, береза, черная ель, белая ель, тополь). Кроме того, осина, вероятно, чувствительна и к суровости зим (малоснежность, морозы). Не случайно близкий вид *Populus*

---

[6] Сходные варианты тополевых рощ по соседству с лёссовой степью описаны для верховий Юкона (Hoefs e. a., 1975).

tremula встречается на остепненных склонах в верховьях Колымы (где много снега), но не в бассейнах Яны и Индигирки; зимы же в позднеплейстоценовой Берингии должны были быть еще более суровыми. В целом же роль древесной и кустарниковой растительности в «тундростепных» ландшафтах Аляски, вероятно, была очень скромной из-за засушливости климата (а, быть может, и сильных зимних ветров); пределы же толерантности степных трав и бореальных древесно-кустарниковых пород к дефициту влаги существенно неодинаковы.

Приведу описания тополевых и осиновых колков из лесостепных урочищ южных склонов.

Описание № 5 (8 VII). Фрагмент степного тополевого редколесья с куртинами шиповника — в слабой депрессии крутого (свыше 40°) юго-западного лёссового склона левого берега р. Коппер выше устья р. Читины (вблизи участка описания № 4). Два типа микрогруппировок: в понижениях — тополь, шиповник, вейник, *Solidago*, *Achillea*, на выпуклостях микрорельефа доминируют *Elytrigia* и *Artemisia frigida*. Древостой редкий (сомкнутость крон 0.1—0.15), высотой 2—6 м, очевидно, это корнеотпрысковый клон; много сухостоя. Подлесок шиповника местами с ПП до 65%. ПП яруса трав и полукустарничков 90%, в том числе злаков — 60, полыней — 15, разнотравья — 10—15%. *Populus balsamifera* (B*); *Rosa acicularis* (cop_3—gr); *Artemisia frigida* (cop_3); *Calamagrostis purpurascens* (cop_3, 40%), *Elytrigia yukonensis* (B, cop_3, 20%); *Solidago multiradiata* (cop_2—gr), *Achillea borealis* (cop_1), *Arabidopsis mollis* (B, sol), *Castilleja caudata* (un), *Oxytropis varians* (B, rar). Соотношение аБ : В : А=50 : 50 : 0 (если учесть захождение тополя на Чукотский п-ов, доля аБ составит 60%).

Описание № 10 (8 VII). Остепненный можжевеловый осиновый колок. На правом берегу р. Коппер, среди обширного степного лёссового южного склона, выше участка описания № 9. Древостой с сомкнутостью крон 0.1—0.15 образован 14 стволиками осины высотой 6—7 м. Основу наземного покрова образует стелющийся можжевельник (ПП — около 100%) с примесью шиповника (2—3%), злаков (1%) и разнотравья (2%). *Populus tremuloides* (B); *Juniperus horisontalis* (B, cop_3), *Rosa acicularis* (sol/sp, высота 10 см); *Calamagrostis purpurascens* (sol/sp), *Bromus arcticus* (rar), *Roegneria pauciflora* (B, rar), *Poa* sp. (cf. *P. ampla* Merril; B ?, rar); *Linum lewisii* (B, sol), *Galium boreale* (sol), *Arabis hoelboellii* (B, sol). Соотношение аБ : В : А=40 : 60 : 0.

Описание № 24 (11 VII). Остепненный осиновый колок можжевелово-шиповниковый полынно-злаковый. Гористый левый берег р. Юкон ниже обрывов Игл, депрессия юго-восточного склона, рядом с описанием № 23 и выше № 22. Делювий песчаника. Высота древостоя 5—7 м, сомкнутость крон 0.1. ПП подлеска 55, травостоя — 60% (злаков 50%), лишайников — 35 (виды *Cladonia* s. str., *Parmelia taractica* и др.), мхов — 20% (преобладает *Tortula ruralis*, в примеси *Rhytidium rugosum*, *Thuidium abietinum*). *Populus tremuloides* (B); *Rosa acicularis* (ПП 35%), *Juniperus sibirica* (15%), *Amelanchier alnifolia* (A, rar); *Artemisia frigida* (sp—gr, 10%); *Calamagrostis purpurascens* (cop_1—gr, 40%), *Roegneria pauciflora* (B, cop_1, 10%), *Poa glauca* s. l. (sol—gr); *Solidago decumbens* subsp. *oreophila* (A, sp), *Potentilla pensylvanica* (sol/sp)? *Linum lewisii* (B, sol/sp), *Androsace septentrionalis* (sol), *Draba nemorosa* (rar), *Cystopteris fragilis* (un). Соотношение аБ : В : А=64.3 : 21.4 : 14.3.

Описание № 29 (11 VIII) — выше степной поляны (описание № 28) на гористом правом берегу р. Юкон. Остепненная травяная тополево-осиновая роща с редким подлеском шефердии и шиповника; юго-западный склон крутизной 25—30°. Древостой: старый из деревьев осины до 16 м выс. с сомкнутостью крон 15% и молодой подрост (осина с примесью тополя и одиночных елочек) высотой 3—4 м и сомкнутостью 50%. ПП подлеска 30, травостоя — 70 (злаков — 55, разнотравья — 15—20%), мхов — 20% (преобладает *Tortula ruralis*). *Picea glauca* (A, un), *Populus tremuloides* (B, 60%), *P. balsamifera* (B*, 5%); *Shepherdia canadensis* (A, cop_3, 20%), *Rosa acicularis* (cop_1, 10%); *Artemisia frigida* (sol—gr); *Calamagrostis purpurascens* (cop_3), *Festuca altaica* (sol—sp), *Elytrigia spicata* (B, sol); *Carex obtusata* (sp), *C. rossii* (B, sol); *Galium boreale* (sp / cop), *Solidago decumbens* subsp. *oreophila* (A, sp/cop), *Pulsatilla multifida* (sp), *Aster sibiricus* (sp), *Zygadenus elegans* (B, sol—gr), *Potentilla pensylvanica* (sol), *Achillea borealis* (B, rar). Соотношение аБ : В : А=55.5 : 33.3 : 16.7.

Описание № 34 (12 VII). Остепненное вейниково-толокнянковое сообщество. Верхняя часть восточно-юго-восточного склона — от узкого гребня в излучине р. Mosquito Fork (левобережье Юкона, Юконское плато); ниже по склону чередуются рощицы ели с лугостепными и остепненными боровыми полянами. Супесь с крупной галькой. Крутизна склона 10°, ширина полосы 15 м. ПП 100%: низких кустарников — 8, кустарничков — 80, злаков — 10, разнотравья — 8%; лишайниково-моховой покров не развит. *Shepherdia canadensis* (A, sp—gr, 2%), *Rosa acicularis* (cop_3, 6%, высота 5—10 см); *Arctostaphylos uva-ursi* subsp. *adenotricha* (B, cop_3); *Calamagrostis purpurascens* (cop_2—gr); *Pulsatilla multifida* (sp/cop); *Solidago decumbens* subsp. *oreophila* (A, sp), *Zygadenus elegans* (B, sp), *Galium boreale* (sol), *Aster sibiricus* (sol), *Arnica angustifolia* (B, rar), *Cnidium cnidiifolium* (rar), *Saxifraga tricuspidata* (B, rar). Соотношение аБ : B : A ≐ 50 : 33.3 : 16.7.

Сообщества подобного типа (гипоарктический аналог травянисто-дриадовой тундростепи, по-видимому, типичный для остепненных боровых полян) отмечены только в районах, где и на южных склонах взаимоотношения лугостепных и лесных группировок характеризуются подвижным равновесием, рощицы ели непосредственно контактируют с обедненными лугостепными ценозами. Аналогичные группировки (с согосподством *Calamagrostis purpurascens* и *Arctostaphylos uva-ursi*, обилием *Galium boreale*, *Pulsatilla multifida*, *Solidago decumbens* subsp. *oreophila*, степным лишайником *Psora decipiens*) мы встретили неподалеку и на выходах известняков в долине O'Brien Creek. Они же образуют экотон между степями на юго-восточных и южных склонах и ельниками — на восточных в верховьях Юкона (Hoefs e. a., 1975).

Характеристику лесостепных мезоландшафтов Восточной Аляски хочется завершить обсуждением вероятного возраста лёссовой степи в долине р. Коппер. Окружающие долину и межгорную котловину высокие горы и сейчас несут крупные ледники, в позднем плейстоцене они вместе с подножиями были покрыты льдом, а котловина подпруженной ледниками хр. Чугач реки была заполнена глубоким ледниковым озером. Можно предположить, что и толща светлого лёсса, выстилающая склоны долины, и ее степная растительность сформировались не раньше конца плейстоцена—раннего голоцена, когда толща озерно-речных отложений стала доступна работе ветров, которые и сейчас в данном районе создают свежие эоловые формы рельефа. Несмотря на смягчение климата в конце плейстоцена—раннем голоцене, он оставался весьма континентальным («Paleoecology of Beringia», 1982), особенно в глубоких котловинах среди гор, несущих ледники, в их дождевой тени. Мне неизвестны палеоботанические работы по позднечетвертичному интервалу в долине р. Коппер, однако для района со сходными физико-географическими и палеогеографическими условиями — окрестностей оз. Клуэйн и верховий р. Алсек (на стыке Юконского плато с горами Святого Ильи, Западно-Центральный Юкон) — получены данные о сохранении здесь господства травянистой ксерофитной растительности до 4—5 тыс. лет назад (библиография приводится в работе: Hopkins e. a., 1981). Этот район и сейчас один из крупных очагов остепнения континентальных таежных ландшафтов, лёссовой седиментации; здесь существует и галофитная растительность, причем именно с территории ныне осушенного большого ледникового озера в верховьях р. Алсек и ряда покрывавшихся поздневисконсинским льдом участков известны изолированные местонахождения азиатских (дюнный псаммофит *Carex sabulosa*, *Artemisia rupestris* s. l.) и внутреннекордильерских ксерофитов (*Eurotia lanata*, *Erigeron pumilus*). Освобождение котловины оз. Клуэйн ото льда имеет радиокарбоновую датировку 12.5 тыс. л. н., первое отступление ледников до современных границ — 9.8 тыс. л. н. («Kluane pinnacle of the Yukon», 1980). Можно высказать предположение, что засушливая перигляциальная обстановка в глубоких межгорных котловинах высоких притихоокеанских хребтов Аляски и Юкона удержалась и в раннеголоценовое время, возможно, вплоть до похолодания и увлажнения климата после 4—3.5 тыс. л. н.; до этого времени и ель в этих районах не занимала еще доминирующих позиций в растительном покрове нижнего пояса, а в ряде районов отсутствовала (Hopkins e. a., 1981). В этой обстановке здесь происходило широкое расселение степных группировок на свежих лёссах. Основным источником заселения степными растениями для

района Клуэйн—Алсек были соседние не покрывавшиеся льдом территории Юконского плато и сама долина р. Юкон; для долины р. Коппер — скорее всего долина р. Тананы, с которой она связана в восточной (существенно более низкой) части Аляскинского хребта глубокими сквозными долинами. Итак, должна была существовать прямая преемственность между раннеголоценовой степной растительностью освободившихся ото льда или ледниковых озер внутренних котловин притихоокеанских Кордильер Аляски и Юкона и поздневисконсинской «тундростепной» растительностью соседних неоледеневавших территорий. В то же время общее повышение зимних и летних температур в голоцене могло создать благоприятные условия и для расселения с юга, в дождевой тени береговых хребтов, также более теплолюбивых внутреннекордильерских ксерофитов, как это могло иметь место в аналогичные фазы и раньше.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев Е. Б. Новые и малоизвестные овсяницы (*Festuca* L.) Северной Америки. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1982, т. 87, вып. 2, с. 109—118. — *Мёррей Д. Ф.* Распространение и экология сибирских и берингийских видов растений на территории Аляски и Юкона. — В кн.: XIV Тихоокеанский научный конгресс. Комитет С — География. М., 1979, с. 224—225. — *Юрцев Б. А.* Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука, 1981. 168 с. — *Юрцев Б. А.* Ботанико-географическая характеристика степной растительности Внутренней Аляски. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 6, с. 743. — *Gjaerevoll O.* Botanical investigations in Central Alaska, especially in the White Mountains. Part I. Pteridophytes and Monocotyledones. Trondheim, 1958. 74 p. — *Hoefs M.*, *Cowan I. Mc T.*, *Krajina V. J.* Phytosociological analysis and synthesis of Sheep Mountain, southwest Yukon Territory, Canada. Syesis, 1975, N 8, Suppl. 1, p. 225—228. — *Hopkins D. M.*, *Smith P. A.*, *Matthews J. V.* Dated wood from Alaska and the Yukon: implications for forest refugia in Beringia. — Quaternary Research, 1981, N 15, p. 217—249. — *Kluane* pinnacle of the Yukon. Toronto: Doubleday Canada Lmd., 1980. 175 p. — *Paleoecology* of Beringia. New York: Acad. Press, 1982. 489 p. — *Ritchie J. C.*, *Cwynar L. C.* The Late Quaternary vegetation of the North Yukon. — In: Paleoecology of Beringia. New York: Acad. Press, 1982, p. 113—126. — *Young S. B.* Is steppe tundra alive and well in Alaska? — In: Amer. Quatern. Assoc. Abstracts of the 4th bienn. meeting. Tempe, 1976, p. 84—88. — *Young S. B.* The vegetation of Land-Bridge Beringia. — In: Paleoecology of Beringia. New York: Acad. Press, 1982, p. 179—191.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 9 VI 1983.

SUMMARY

Descriptions are given of the basic plant communities on dry south-exposed bluffs in the continental northern-taiga parts in Eastern Alaska (Yurtsev, 1984): steppes (including the semishrublet sage-brush); poplar-aspen groves and shrub thickets rich in steppe plants; and the *Calamagrostis purpurascens — Arctostaphylos uva-ursi* association. The above groves and shrub thickets are closer in many respects to the steppes, than to the zonal taiga, which testifies to a forest-steppe nature of the meso-landscapes (Yurtsev, 1981). The very poor representation of cryophytes (i. e. arctic and/or alpine plants) in the steppes of both Alaska and NE Yakutia does not exclude they are the relicts of the Late Pleistocene cryo-xeric (tundra-steppe) landscapes of Beringia: the bluffs, being not only the driest, but also the hottest ecotopes within the taiga belt, could become refugia but for the thermo-tolerant steppe components of the tundra—steppe, whereas the cryophytes persisted the Holocene expansion of taiga complexes mostly in the subalpine to alpine belts (Hoefs a. oth., 1975) as well as in the Arctic.

The descriptions of a cryophyte-meadow-steppe and a petrophyte-tundra-steppe from the vicinity of the Galbraith Lake at the northern margin of the Brooks Range are given, which are the 1st records of the types of vegetation from the Alaskan Arctic. The intermontane loess steppes of the Pacific Cordilleras (Copper R., Kluane L.) seem to have formed as late as the Early Holocene, after the retreat of glaciers from the areas, under periglacial conditions, the source having been the tundra-steppe of the unglaciated Interior Alaska.

УДК 537.533.35 : 581.48 : 582.992

А. А. Беляев

УЛЬТРАСТРУКТУРА ПОВЕРХНОСТИ И НЕКОТОРЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ СЕМЯН ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *CAMPÁNULACEAE*

A. A. BELYAYEV. SURFACE ULTRASTRUCTURE AND SOME MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF SEEDS IN THE REPRESENTATIVES OF THE FAMILY *CAMPANULACEAE*

Приведены результаты исследования с помощью сканирующего электронного микроскопа ультраструктуры поверхности семян 60 видов, относящихся к 20 родам и двум подсемействам сем. *Campanulaceae*. Обнаружена строгая зависимость между анатомическим строением тесты, а для некоторых видов — и верхних слоев эндосперма и характером скульптуры поверхности. В соответствии с выявленными различиями в структуре поверхности семян исследованные виды разделены на 10 групп. Некоторые подсекции и роды обладают индивидуальными характеристиками ультраструктуры поверхности семян, которые могут быть полезны для систематики семейства. Кроме того, приведены результаты исследования общей морфологии семян.

Исследование ботанических объектов с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) находит в последнее время все большее применение, особенно в таких областях, как анатомия, морфология, систематика (Снигиревская, 1971; Heywood, 1971), и в частности при изучении поверхности семян. Интерес к подобным исследованиям вызван в первую очередь потребностями систематики в новых таксономических признаках. Так, при изучении поверхности семян 23 видов сем. *Scrophulariaceae* отмечено, что этот признак полезен для определения таксонов на секционном и подсекционном уровнях (Tsan-Iang, Hecard, 1972). Подобные исследования проводили ряд авторов и для сем. *Campanulaceae*: M. Thulin (1975) при описании видов и их групп в пределах рода *Wahlenbergia* из тропической Африки подчеркивает значение ультраструктуры поверхности семян как дополнительного признака. Этот же автор (Thulin, 1978) использует признаки поверхности семян при описании рода *Cyphia*. В работе A. Geslot (1980) изучена ультраструктура поверхности семян 16 видов рода *Campanula*, произрастающих во Франции, и сделан вывод о различиях структуры поверхности на секционном и подсекционном уровнях. Единственная отечественная работа, рассматривающая данный признак у представителей родов *Campanula* и *Symphyandra* Южного Закавказья, принадлежит М. Э. Оганесян (1982), также пришедшей к выводу о целесообразности использования этого признака для выделения секций и подродов. Учитывая большой видовой состав и широкое распространение сем. *Campanulaceae*, можно отметить, что в целом оно исследовано с точки зрения ультраструктуры поверхности семян далеко не достаточно.

Задача данной работы — дальнейшее изучение поверхности семян у представителей различных таксонов семейства колокольчиковых с целью выяснения возможности применения данного признака для нужд систематики в пределах существующих систем. *Campanuloideae* и *Lobelioideae* рассматриваются в ранге подсемейств (Тахтаджян, 1981). Для *Campanuloideae* принята классификация Ан. А. Федорова, согласно которой оно описано в ранге семейства во «Флоре СССР» (за исключением видов *Campanula pyramidalis*, *C. primulifolia*, *C. cochlearifolia*, которые в СССР не произрастают).

Материалы и методика

В работе была исследована ультраструктура поверхности сухих семян 60 видов, относящихся к 20 родам и двум подсемействам сем. *Campanulaceae*. Материал был получен в Ботаническом саду Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, виды родов *Codonopsis* и *Phyteuma* — по делектусам. Исследования проводили с помощью СЭМ модели JSM-35 с предварительной наклейкой материала на специальные латунные столики в форме цилиндра высотой и диаметром 10 мм и напыливанием материала золотом. Съемку производили на фотопленку чувствительностью 65 единиц ГОСТ.

Результаты

Основные признаки ультраструктуры поверхности семян сем. *Campanulaceae* обусловлены строением семенной кожуры. Выступающие на поверхность «ребра» — это утолщенные и сильно лигнифицированные антиклинальные стенки клеток эпидермы, их внешние периклинальные стенки тонкие, часто западают в полость. Подобное анатомическое строение создает своеобразную сетчатость поверхности, которая хорошо фиксируется сканирующим микроскопом. Таким образом, рассматривая ультраструктуру поверхности семян, мы имеем дело прежде всего с признаками структуры клеток эпидермы. Ведущими из них, которые находят отражение в строении семенной поверхности, являются длина, ширина клеток и характер утолщения антиклинальных стенок. Рассматривая последний признак, необходимо отметить, что антиклинальные стенки эпидермальных клеток у семян всех видов сем. *Campanulaceae* имеют утолщения, которые распространяются или по всей длине стенок, или занимают только их центральную часть. В этом случае поверхности семени достигают только неутолщенные части стенок.

В соответствии с этими анатомическими особенностями строится и ультраструктура поверхности семян у изученных видов семейства: по длине клеток вдоль продольной оси семени различаются длинноячеистая (с размером ячей в длину более 120 мкм) и короткоячеистая (менее 120 мкм) поверхности. По ширине эпидермальных клеток можно различить узко- и широкоячеистую поверхности (соответственно более и менее 15 мкм). Кроме этого, среди семян изученных видов сем. *Campanulaceae* встречается равноячеистая структура эпидермальных клеток, где их длина и ширина примерно равны. И, наконец, особенности выступающих антиклинальных стенок — их толщина, а также форма утолщения, иногда образующая характерный рисунок на поверхности семени, — дают дополнительные черты к картине структуры поверхности. Различные сочетания описанных признаков позволяют выделить следующие типы поверхности (распределение видов по группам в соответствии с типом скульптуры поверхности семян, а также индивидуальные видовые особенности ультраструктуры семенной поверхности, отражающие параметры клеток эпидермального слоя — длину, ширину, а также толщину антиклинальных стенок, приведены в табл. 1):

1. Длинноячеистая поверхность. Клетки эпидермы длинные (свыше 120 мкм), выступающая часть антиклинальных стенок утолщена слабо и равномерно, просвет между ними (полость клетки) больше, равен или иногда немного меньше толщины стенки. Как пример данного строения можно привести ультраструктуру поверхности семян *Campanula medium* (см. рисунок, *1* — вклейка).

2. Длиннобороздчатая поверхность. Клетки эпидермы длинные, узкие, антиклинальные стенки сильно утолщены: их ширина намного больше величины полости, видимой на сканирующей фотографии как борозда. Примером такого строения является ультраструктура поверхности семян *Campanula hypopolia* (см. рисунок, *2*). Вид *C. lactiflora* рассматривается как переходный между данной и предыдущей группами.

3. Длинноячеисто-сглаженная поверхность. Клетки эпидермы длинные, узкие. Отличительная особенность — сильная сглаженность поверхности семян, что обусловлено утолщением как антиклинальных, так и периклинальных стенок эпидермальных клеток. Данное строение имеет, например, *Legousia perfoliata* (см. рисунок, *3*).

ТАБЛИЦА 1

Распределение видов сем. *Campanulaceae* по группам в соответствии с ультраструктурой поверхности семян

Номер группы и характер ультраструктуры поверхности	Вид	Секции видов рода *Campanula* (по Федорову, 1957)	Подсекции видов рода *Campanula* (по Федорову, 1957)	Основные параметры клеток эпидермы, мкм		
				длина	ширина	средняя толщина антиклинальных стенок
1. Длинноячеистая	*Campanula medium*	*Medium*	*Quinqueloculares*	600	10	3
	C. punctata	»	*Tulipella*	570	6	2
	C. alpina	»	*Dasystigma*	214	10	6
	C. latifolia	»	*Eucodon*	622	8	3
	C. rapunculoides	»	»	500	10	4
	C. bononiensis	»	»	757	10	5
	C. grossheimii	»	»	388	8	3
	C. glomerata	»	*Involucratae*	500	10	7
	C. oblongifolia	»	»	200	12	4
	C. cephalotes	»	»	471	10	5
	C. alliariifolia	»	*Cordifoliae*	400	10	5
	C. ochroleuca	»	»	700	6	2
	C. kemulariae	»	*Symphyandriformes*	258	12	6
	C. autraniana	»	*Trigonophyllon*	333	8	2
	Symphyandra hofmannii			230	10	2
	S. zangezura			225	8	4
2. Длиннобороздчатая	*Campanula hypopolia*	»	*Hypopolion*	550	7	6
	C. komarovii	»	*Triloculares*	200	7	5
	C. lactiflora	*Rapunculus*	*Campanulastrum*	514	12	10
3. Длинноячеистосглаженная	*Legousia perfoliata*			120	7	—
	Jasione laevis			160	9	8
	Michauxia laevigata			250	9	4
4. Неправильно-удлиненноячеистая	*Ostrowskia magnifica*			137	25	12
5. Неправильно-удлиненноячеистая сглаженная	*Edrajanthus graminifolius*			150	15	10
	E. dalmaticus			200	14	6
6. Крупноячеистая	*Lobelia georgiana*			122	23	4
	L. cardinalis			197	33	15
	Musschia wollastonii			120	25	3

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Номер группы и характер ультраструктуры поверхности	Вид	Секции видов рода *Campanula* (по Федорову, 1957)	Подсекции видов рода *Campanula* (по Федорову, 1957)	Основные параметры клеток эпидермы, мкм		
				длина	ширина	средняя толщина антиклинальных стенок
7. Короткоячеистая	*Campanula rotundifolia*	*Medium*	*Heterophylla*	83	12	8
	C. cochlearifolia	—	—	90	13	3
	C. abietina	*Rapunculus*	*Campanulastrum*	96	8	2
	C. persicifolia	»	»	57	10	2
	C. primulifolia	—	—	112	14	8
	Gitopsis calycina			110	8	5
	Adenophora lilifolia			90	7	3
	Phyteuma orbiculare			73	8	4
	Ph. serratum			105	12	9
	Codonopsis meleagris			86	11	6
	C. ussuriensis			48	9	6
	C. convolvulacea			80	10	4
	C. tubulosa			42	9	4
8. Коротkобороздчатая	*Campanula sibirica*	*Medium*	*Triloculares*	75	10	9
	C. erinus	»	*Annuae*	63	7	6
	Codonopsis clematidea			65	10	8
	C. rotundifolia			60	10	4
	Platycodon grandiflorus			75	7	5
	Trachelium caeruleum			65	7	6
	Asyneuma salignum			107	10	9
	Wahlenbergia matchewsii			66	6	5
	W. saxicola			65	11	10
	W. gracilis			54	8	7
	Cyananthus lobatus			73	9	8
	Phyteuma scheuchzeri			92	10	9
	Azorina vidalii			70	6	4
9. Короткоячеистая сглаженная	*Campanula albovii*	*Medium*	*Latilimbus*	71	10	4
10. Равноячеистая	*Campanula carpatica*	*Rapunculus*	*Rotula*	50	32	5
	C. pyramidalis		—	72	25	7
	Isotoma axillaris			33	50	10
	I. petraea			41	50	13
	Canarina canariensis			73	70	30

4. Неправильно-удлиненноячеистая поверхность. При общей сравнительно большой длине ширина клеток неодинакова. Антиклинальные стенки утолщены и на сканирующей фотографии видны как извилистые полосы. Такая ультраструктура поверхности характерна для семян единственного вида — *Ostrowskia magnifica* (см. рисунок, *4*).

5. Неправильно-удлиненноячеистая сглаженная поверхность. Клетки эпидермы длинные, узкие. Антиклинальные стенки не утолщены, длина их различна. Здесь отсутствует правильный рисунок поверхности. Встречается только у семян рода *Edrajanthus* (см. рисунок, *5*).

6. Крупноячеистая поверхность. Клетки эпидермы длинные, широкие. Антиклинальные стенки утолщены слабо, почти полностью выступают на поверхность (см. рисунок, *6*). Встречается у семян рода *Lobelia.*

Последние 4 группы отличаются длиной клеток эпидермы, которая в несколько раз меньше, чем у описанных ранее видов (табл. 1).

7. Короткоячеистая поверхность. Клетки эпидермы короткие, узкие. Выступающая часть антиклинальных стенок утолщена слабо и равномерно, просвет между ними (полость клетки) больше, равен или иногда немного меньше толщины стенки. Примером данной ультраструктуры поверхности семян являются семена *Campanula rotundifolia* (см. рисунок, *7*).

8. Коротокобороздчатая поверхность. Клетки эпидермы короткие, узкие. Выступающая часть антиклинальных стенок сильно утолщена, полость клетки видна как борозда. Примером данной ультраструктуры поверхности семян является *Campanula erinus* (см. рисунок, 8).

9. Короткоячеистая сглаженная поверхность. Клетки эпидермы короткие, узкие. Отличительная особенность — сильная сглаженность поверхности семян, что обусловлено утолщением как антиклинальных, так и периклинальных стенок. Такую поверхность имеют семена одного вида — *Campanula albovii* (см. рисунок, *9*), который отличается, кроме того, и бугорчатыми антиклинальными стенками.

10. Равноячеистая поверхность. Клетки эпидермы короткие, почти округлые. Выступающие антиклинальные стенки заметно утолщены, внешняя периклинальная стенка западает в полость. У *Campanula carpatica* отмечаются бугорки на антиклинальных стенках (см. рисунок, *10*). Виды рода *Isotoma* отличаются «узлами» в местах смыкания антиклинальных стенок друг с другом, а также тем, что утолщения на них не доходят до поверхности (см. рисунок, *11*). Кроме того, ширина эпидермальных клеток здесь больше длины (см. табл. 1). *Canarina canariensis* имеет наиболее мощные утолщения и слабую бугорчатость антиклинальных стенок (см. рисунок, *12*).

Необходимо отметить, что ряд видов отличается индивидуальным выражением ведущих признаков, как бы переходных от одной структуры к другой. Таковы, например, виды родов *Phyteuma* и *Codonopsis*, рассмотренные в работе. Вообще отличительной чертой последнего рода является бугорчатость выступающих антиклинальных стенок эпидермы в зоне первичной оболочки (см. рисунок, *13*). Кроме этих видов, бугорки отмечены у *Platycodon grandiflorus*, *Azorina vidalii*, *Campanula albovii*, *C. autraniana.* У ряда видов, особенно с широкими клетками эпидермы, тонкая внешняя периклинальная стенка вогнута в полость, часто смыкается с внутренней. Это отмечено у семян *Canarina canariensis*, *Lobelia cardinalis*, *L. georgiana.* У *Musschia wollastonii* в зрелом семени внешняя периклинальная стенка вообще отсутствует (см. рисунок, *14*).

Кроме особенностей ультраструктуры поверхности, СЭМ позволяет более подробно изучить морфологию семян (см. рисунок, *15*, *16*). Некоторые данные, связанные с их формой и размерами, сведены в табл. 2, в которой для характеристики формы приняты следующие условные обозначения: эл — эллипсоидальная, ов — овальная, удл — удлиненная, яйц — яйцевидная, окр — округлая, цилиндр — цилиндрическая, ромб — ромбическая, пл — уплощенная, удл-яйц — удлиненно-яйцевидная, удл-эл — удлиненно-эллипсоидальная, ов-эл — овально-эллипсоидальная, непр-ов — неправильно-овальная, окр-яйц — округло-яйцевидная, непр-пл — неправильно-уплощенная, непр-окр — неправильно-округлая, треуг — треугольная, яйц-ромб — яйцевидно-ромбическая. Размеры семян колокольчиковых варьируют в пределах от 0.52×0.33 мм у

ТАБЛИЦА 2

Размер и форма семян представителей сем. *Campanulaceae*

Вид	Форма семени		Размер семени, мм
	на продольном срезе	на поперечном срезе	
Adenophora lilifolia	удл	непр-окр	2.50×0.90
Asyneuma salignum	»	непр-ов	1.30×0.60
Azorina vidalii	»	ов	0.73×0.43
Campanula abietina	»	»	1.00×0.40
C. albovii	эл	окр	1.00×0.55
C. alliariifolia	»	ромб	2.00×1.00
C. alpina	удл	эл	1.50×1.00
C. autraniana	удл-яйц	ов	1.30×0.60
C. bononiensis	эл	эл	1.33×0.80
C. carpatica	яйц	ов	0.85×0.48
C. cephalotes	удл-яйц	эл	1.40×0.76
C. cochlearifolia	эл	ов	0.90×0.42
C. erinus	удл-эл	»	0.68×0.27
C. glomerata	яйц	ромб	1.20×0.62
C. grossheimii	удл	эл	1.23×0.57
C. hypopolia	эл	ов	1.50×1.00
C. kemulariae	»	»	0.83×0.42
C. komarovii	яйц	»	1.17×0.66
C. lactiflora	»	»	1.75×1.05
C. latifolia	эл	»	1.80×1.05
C. medium	удл-эл	»	1.80×0.82
C. ochroleuca	удл	»	1.40×0.60
C. oblongifolia	яйц	яйц-ромб	1.60×0.75
C. persicifolia	эл	ов	0.95×0.47
C. primulifolia	яйц	»	0.90×0.73
C. punctata	ов-эл	ов	1.40×0.90
C. pyramidalis	эл	»	0.90×0.50
C. rapunculoides	удл-эл	эл	1.40×0.70
C. rotundifolia	эл	ов	0.75×0.40
C. sibirica	ов-эл	непр-пл	0.95×0.40
Canarina canariensis	эл	окр	1.40×0.70
Codonopsis clematidea	удл-эл	»	1.80×0.80
C. convolvulacea	»	»	1.80×0.85
C. meleagris	»	»	1.50×0.80
C. rotundifolia	»	»	1.60×0.82
C. tubulosa	»	»	1.00×0.50
C. ussuriensis	»	яйц	1.30×0.65
Cyananthus lobatus	удл	окр	2.00×0.50
Edraianthus graminifolius	непр-ов	треуг	2.00×1.10
E. dalmaticus	ов-эл	пл	1.50×1.20
Gitopsis calycina	эл	окр	0.83×0.36
Isotoma axillaris	цилиндр		0.90×0.54
I. petraea	»		0.78×0.50
Jasione laevis	удл-эл	окр-яйц	1.00×0.40
Legousia perfoliata	ов	ов	0.52×0.33
Lobelia cardinalis	удл	окр	0.78×0.44
L. georgiana	»	»	0.85×0.45
Michauxia laevigata	»	ов	0.88×0.42
Musschia wollastonii	эл	»	0.75×0.40
Ostrowskia magnifica	удл	»	3.00×2.00
Phyteuma orbiculare	»	яйц	0.60×0.33
Ph. scheuchzeri	»	»	0.83×0.38
Ph. serratum	»	»	1.00×0.50
Platycodon grandiflorus	удл-эл	окр	2.30×1.20
Symphyandra hofmannii	ов-эл	непр-ов	1.30×0.90
S. zangezura	удл-эл	ов	0.90×0.40
Trachelium caeruleum	»	»	0.55×0.24
Wahlenbergia gracilis	»	»	0.60×0.26
W. matchewsii	эл	яйц	0.95×0.43
W. saxicola	»	ов	0.75×0.40

Legousia perfoliata, до 3.00×2.00 мм у *Ostrowskia magnifica*. Что касается формы семян, то наибольшее сходство между отдельными видами наблюдается в пределах родов *Isotoma* и *Codonopsis*. У большинства родов сем. *Campanulaceae* наблюдается заметное варьирование формы и размера семян даже в пределах одной коробочки, хотя средние значения этих параметров довольно постоянны и индивидуальны для каждого вида.

Обсуждение

В первую очередь необходимо отметить, что без знания анатомического строения семян тех или иных семейств невозможно достаточно полно «прочитать» ультраструктуру поверхности, которая является как бы отпечатком внутренней структуры. К этому выводу автор приходит на основании сопоставления материала статьи «Анатомия семян некоторых представителей семейства *Campanulaceae*» и результатов исследования ультраструктуры семян тех же видов с помощью СЭМ, приведенных в данной работе. В дальнейшем обсуждении анатомические данные будут использованы, в частности, для интерпретации образований, не относящихся к эпидермальному слою, но заметных на сканирующей фотографии.

Как уже говорилось выше, сетчатость поверхности семян образуют антиклинальные стенки клеток эпидермального слоя. Иногда в ячейках, соответствующих клеточным полостям, проступают очертания структуры внутреннего слоя семенной кожуры, состоящего из облитерированных клеток (*Musschia wollastonii*), а иногда, как у видов рода *Lobelia*, внутренний слой семенной кожуры которых тонкий и можно различить антиклинальные стенки клеток эндосперма.

По мнению авторов, рассматривавших ультраструктуру поверхности семян у видов сем. *Campanulaceae* (Geslot, 1980; Оганесян, 1982), характер ультраструктуры может служить надежным таксономическим критерием при определении в пределах рода *Campanula* секций и подсекций, причем, по данным этих авторов, этот признак у различных таксонов хорошо коррелирует с признаками, на основании которых построены существующие системы рода. В упомянутых работах использовали сравнительно небольшой фактический материал. При рассмотрении большего числа видов (80) мы выявили, что у рода *Campanula* в основном длинно- и короткоячеистая ультраструктура поверхности семян, причем большинство видов секции *Medium* имеет длинноячеистую структуру; так, это справедливо для подсекций *Quinqueloculares*, *Tulipella*, *Dasystigma*, *Eucodon*, *Involucratae*, *Cordifoliae*, *Trigonophillon*, *Symphyandriformes*. Однако в пределах этого ряда ультраструктура поверхности семян у видов разных подсекций различается слабо, скорее это видовые различия, чем подсекционные. С другой стороны, часть видов, относящихся к подсекциям *Triloculares*, *Hypopolion* секции *Medium*, явно имеют длиннобороздчатую структуру, которая отмечена, например, и у *Campanula lactiflora*, относящегося к другой секции (*Rapunculus*). В последнее время этот вид выделен в отдельный род *Gadellia* (Шулькина, 1979). Кроме того, некоторые виды одной подсекции имеют несходную структуру: так, например, распадается по этому признаку подсекция *Campanulastrum*, у двух видов подсекции *Triloculares* разная ультраструктура поверхности семян; с другой стороны, большое сходство показывают такие виды, как *Campanula alliariifolia*, *C. glomerata*, *C. rapunculoides*, относящиеся к разным подсекциям (см. табл. 1). Таким образом, если исходить из принятой систематики семейства, утверждение о строгих секционных и подсекционных различиях в ультраструктуре поверхности семян рода *Campanula* нашими данными не подтверждается. Здесь, вероятно, имело место случайное совпадение при сравнительно малом числе изученных видов. Так, в работе Geslot (1980) была рассмотрена ультраструктура поверхности семян у представителей трех подсекций — *Heterophylla*, *Campanulastrum* и *Eucodon*. Действительно, и по нашим данным семена представителей этих подсекций имеют различную структуру поверхности (соответственно короткоячеистую, длиннобороздчатую и длинноячеистую), но, кроме этих подсекций, такую же ультраструктуру имеют и представители ряда других не только подсекций, но и родов (см. табл. 1), что не дает оснований для суждения о подсекционных различиях в скульптуре поверхности семян у видов.

рода *Campanula*. Тем не менее признаки ультраструктуры поверхности семян безусловно могут сыграть свою роль при решении спорных вопросов систематики. Наиболее резко выделяются с точки зрения структуры поверхности семян *Campanula albovii* (короткоячеистая сглаженная), *C. carpatica* и *C. pyramidalis* (равноячеистая). Хорошо различаются *Campanula hypopolia*, *C. lactiflora*, *C. persicifolia*.

Что касается родовых различий в ультраструктуре поверхности семян колокольчиковых, то отметим следующие. Для большинства рассмотренных видов рода *Campanula* характерна длинноячеистая структура, и если она обнаруживается, то в подавляющем большинстве случаев справедливо утверждение о принадлежности исследуемого вида к данному роду, и только у видов рода *Symphyandra* строение поверхности семян сходно с видами рода *Campanula*. Представитель рода *Michauxia* — *M. laevigata*, имея длинноячеистую структуру, — отличается менее рельефной, более сглаженной поверхностью и поэтому отнесен к особому типу. Короткоячеистой поверхностью семян характеризуются виды родов *Gitopsis*, *Adenophora*. Род *Codonopsis* занимает промежуточное положение: у семян 4 его видов — *C. meleagris*, *C. ussuriensis*, *C. convolvulacea* и *C. tubulosa* — короткоячеистая поверхность, у семян *C. rotundifolia* и *C. clematidea* — короткобороздчатая. Выступающие на поверхность антиклинальные стенки эпидермальных клеток у семян всех видов этого рода отличаются сильной бугорчатостью. Сходный признак отмечен у эпидермальных клеток *Platycodon grandiflorus* и *Azorina vidalii*. Поверхность семян рода *Phyteuma*, как и *Codonopsis*, не может быть отнесена к одному типу ультраструктуры: например, у *Ph. serratum* и *Ph. orbiculare* короткоячеистая поверхность, а у *Ph. scheuchzerii* — короткобороздчатая. Представители родов *Wahlenbergia*, *Cyananthus*, *Asyneuma*, *Trachelium* имеют также короткобороздчатую структуру семенной поверхности. Ультраструктура поверхности семян *Jasione laevis* может быть определена как промежуточная между длиннобороздчатой и длинноячеисто-сглаженной. Крупноячеистой структурой поверхности спермодермы хорошо выделяются роды *Lobelia* и *Musschia*, причем семена *M. wollstonii* характеризуются более рельефно выступающими стенками и извилистым рисунком подстилающего слоя, просматривающегося в местах полостей клеток эпидермы. Наиболее гладкая поверхность семян у *Legousia perfoliata*, что позволяет достаточно легко его различать. Также хорошо выделяются семена видов, относящихся к родам *Canarina* и *Isotoma*, — имеют равноячеистую ультраструктуру поверхности, а у *Ostrowskia* и *Edrajanthus* — неправильно-удлиненноячеистую. Таким образом, четкими родовыми признаками обладают семена представителей следующих родов: *Michauxia*, *Jasione*, *Legousia*, *Lobelia*, *Musschia*, *Canarina*, *Isotoma*, *Ostrowskia*, *Edrajanthus*. Виды остальных рассмотренных родов, даже относящихся к одному роду, часто имеют несходное строение семенной поверхности, и говорить о родовых различиях на основании ультраструктуры поверхности семян в этом случае мы считаем неверным, тем более что во многих случаях представители различных родов имеют сходную структуру (например, виды *Trachelium caeruleum* и *Asyneuma salignum*). В дальнейшем требуются исследования еще большего числа видов для получения достаточно полной картины ультраструктуры поверхности семян сем. *Campanulaceae* с целью использования этого признака при таксономических исследованиях.

Поскольку основная задача данной работы — изучение ультраструктуры поверхности семян — при исследовании их формы и размеров основное внимание уделяли поискам корреляции между этими признаками и скульптурой поверхности (в основном длиной и шириной эпидермальных клеток). У изученных видов не было найдено определенной связи между этими параметрами. Например, наиболее крупные семена *Ostrowskia magnifica* имеют сравнительно небольшую длину клеток эпидермы (137 мкм), как и очень мелкие семена *Legousia perfoliata* (120 мкм). Что касается формы и размеров семян в пределах одного рода, то наибольшей однородностью в этом плане отличаются виды родов *Isotoma* (семена цилиндрической формы) и *Codonopsis* (на продольном срезе форма семян удлиненно-эллиптическая, на поперечном — округлая). В пределах других родов сходство семян у различных видов не обнаружено. Таким образом, форма и размер семени, на наш взгляд, — сугубо индивидуальные ви-

довые признаки. Их средние для вида значения довольно постоянны, в чем можно убедиться, сопоставив наши данные с описанием семян аналогичных видов, приведенным J. Damboldt (1978) во «Флоре Турции», хотя многие исследователи отмечают варьирование этих признаков не только в зависимости от места произрастания, где большое влияние оказывают экологические факторы, но и в пределах одной коробочки. В частности, это отмечено Thulin (1975) при описании рода *Wahlenbergia* из тропической Африки.

На основании вышесказанного можно сделать следующие выводы:

1. Ультраструктура поверхности семян представителей сем. *Campanulaceae* тесно связана с анатомическим строением семенной кожуры, являясь отпечатком внутренней структуры не только внешнего, эпидермального слоя, что подчеркивалось при описании скульптуры поверхности для каждого вида, но в некоторых случаях, как у *Musschia wollastonii*, и внутреннего слоя спермодермы, и даже эндосперма, как у видов рода *Lobelia*.

2. Для представителей сем. *Campanulaceae* ультраструктура поверхности семян может служить для диагностики некоторых родов и подсекций в качестве дополнительного систематического признака. Что касается секций, в частности рода *Campanula*, то их определение на основании строения семенной поверхности в пределах существующих систем затруднительно.

3. Среди рассмотренных родов сем. *Campanulaceae* наибольшая гетерогенность в ультраструктуре поверхности семян наблюдается у рода *Campanula*. Род *Symphyandra* по структуре поверхности практически не отличается от группы видов рода *Campanula*, имеющих наиболее типичную для данного рода семенную поверхность.

4. Что касается размера и формы семян, то, несмотря на некоторые колебания, средние значения этих параметров могут быть использованы, как и любые другие морфологические признаки, при определении и описании отдельных видов.

Автор благодарит научного руководителя М. Ф. Данилову за помощь в анализе материала и написании работы, а также Т. В. Шулькину за помощь в получении материала для исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Беляев А. А. Анатомия семян некоторых представителей семейства *Campanulaceae*. — Бот. журн., 1984, т. 64, № 5, с. 585—594. — *Оганесян М. Э.* Систематика представителей рода *Campanula* L. и *Symphyandra* A. DC. Южного Закавказья. Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Ереван, 1982. 20 с. — *Снигиревская Н. С.* Применение сканирующего электронного микроскопа в ботанике. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 4, с. 549—558. — *Тахтаджян А. Л.* Колокольчиковые (*Campanulaceae*). — В кн.: Жизнь растений. М.: Просвещение, 1981, т. 5 (2), с. 447—461. — *Федоров Ан. А.* Колокольчиковые — *Campanulaceae*. — В кн.: Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957, т. 24, с. 126—450. — *Шулькина Т. В.* К вопросу о систематическом положении *Campanula lactiflora* Bieb. — Нов. сист. высш. раст., 1979, т. 16, с. 175—179. — *Damboldt J. Campanulaceae. Lobeliaceae*. — In: Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1978, vol. 6, p. 1—89. — *Geslot A.* Le tegument seminal de quelques Campanulacées: étude au microscope eléctronique á balayage. — Adansonia, 1980, t. 19, N 3, p. 307—318. — *Heywood V. H.* The characteristics of scanning electron microscope and their importance in biological studies. London; N. Y.: Acad. Press, 1971, Systematics assoc. spec. vol., N 4. 332 p. — *Thulin M.* The genus *Wahlenbergia* s. lat. (*Campanulaceae*) in Tropical Africa and Madagascar. N. Y.; Uppsala, 1975. 224 p. — *Thulin M. Cyphia* (*Lobeliaceae*) in Tropical Africa. — Bot. Not., 1978, vol. 131, N 4, p. 455—473. — *Tsan-Iang Ch., Hecard L. R.* Seed coat morphology in *Cordilanthus* (*Scrophulariaceae*) and its taxonomy. — Amer. J. Bot., 1972, vol. 59, N 3, p. 258—265.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 VII 1983.

SUMMARY

The ultrastructure of the seed surface has been studied with SEM in 60 species belonging to 20 genera and two subfamilies of the family *Campanulaceae*. A close correlation between the anatomical structure and in some species between the structure of the endosperm upper layers, and the character of the surface sculpture was found. According to the differences established in the seed surface structure, the species studied are combined into 10 groups. Some subsections and genera possess individual characteristics of the ultrastructure of seed surface, which could be of use in the family systematics. The results of the studies in general morphology of seeds are also given in the paper.

СООБЩЕНИЯ

УДК 633.529.57 : 539.22 : 582.475

В. Б. Скупченко, Н. В. Ладанова

СТРУКТУРА ОДНОЛЕТНЕЙ ХВОИ В КРОНЕ *PICEA OBOVATA* (*PINACEAE*)

V. B. SCUPCHENKO, N. V. LADANOVA. THE STRUCTURE OF 1 YEAR OLD NEEDLE IN THE CROWN OF *PICEA OBOVATA* (*PINACEAE*)

Количественный анатомо-морфологический анализ годичных побегов, расположенных на разных уровнях кроны *Picea obovata*, показал их значительную изменчивость по количеству и размеру хвои, по развитию ее структур. Побеги, расположенные терминально на ветвях в вершине дерева, имеют максимальную длину и объем стебля, короткие междоузлия, наибольшее число хвоинок. Мезофилл у хвои характеризуется высокими значениями площади сечения и средней толщины. Плотность размещения устьиц невысокая. Боковые побеги отличаются от предыдущих значительной величиной отношения объема мезофилла к объему стебля. От вершины к основанию кроны закономерно изменяется средняя толщина мезофилла и возрастает плотность размещения устьиц. Выдвигается предположение, что изменчивость относительного объема мезофилла может быть одной из причин дифференциации побегов по росту и направлению органогенеза.

Годичные побеги древесных растений различаются по длине, степени развития листового аппарата, стебля и почек в зависимости от их расположения в кроне и складывающихся в связи с этим микроусловий окружающей среды. В годичном побеге происходит сопряженное развитие хвои, стебля, почек и зачатков побегов новой генерации, поэтому изменение соотношения между количественными показателями хвои, стебля и почек, вероятно, определенным образом влияет на обмен веществ в системе этих структур и на развитие вновь закладываемых побегов. Выявление взаимосвязей между морфометрическими характеристиками хвои и стеблевыми элементами годичных побегов в кроне дерева представляет интерес в связи с проблемой установления закономерностей органогенеза и роста хвойных растений.

В литературе много внимания уделялось изучению становления листа в онтогенезе и его возрастным изменениям у голосеменных растений (Данилов, 1948; Василевская, 1962; Серебряков, 1962; Benecke, 1979; Ковалев, 1980). Исследовали особенности строения хвои в зависимости от условий места произрастания деревьев (Новицкая, 1971; Мамаев, 1973; Васильева, 1976). Однако лишь в единичных работах приводятся данные об анатомическом строении листьев хвойных в зависимости от местоположения в кроне дерева (Kawecka, 1977; Сашина, 1978).

Цель настоящего исследования состояла в установлении характера изменчивости структуры хвои на годичных побегах взрослого дерева *Picea obovata* Ledeb. в зависимости от их местоположения в кроне.

Материал и методика

В качестве модельного объекта исследования взято дерево *Picea obovata* в возрасте около 120 лет высотой 18 м, произрастающее в смешанном сосново-еловом древостое на территории Чернамского лесобиологического стационара в подзоне средней тайги Коми АССР. Данная модель типична по габитусу кроны, росту и плодоношению для деревьев этого возраста в рассматриваемых условиях.

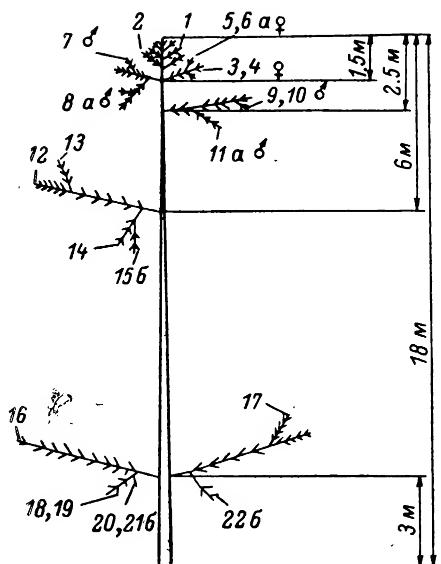


Рис. 1. Схема расположения побегов (*обозначены цифрами*) в кроне *Picea obovata*, взятых для количественного морфоанатомического анализа.

а — вегетативные аналоги побегов, несущих репродуктивные почки; *б* — побеги, не возобновляющие верхушечный рост.

Количественный морфоанатомический анализ хвои проведен в конце вегетационного периода (середина сентября 1978 г.) на 22 годичных побегах, взятых из всего профиля кроны дерева (рис. 1).

Были изучены побеги из верхней части кроны, имевшие наибольший прирост стебля в длину; сформировавшие женские и мужские генеративные почки, расположенные на концах, в середине и в основании ветвей; побеги из основания кроны, имевшие небольшой прирост по длине, а также не возобновляющие роста в длину в год исследования. Образцы фиксировали 4%-ным раствором формальдегида, перед микротомированием проводили измерение и подсчет всего числа хвоинок на побеге, определяли параметры стебля. Число устьиц и их рядов подсчитывали на протяжении 1 мм длины в средней части хвоинок, взятых по 3 из середины, основания и конца каждого побега. На вибрационном микротоме для мягкой ткани (Скупченко, 1979а) с каждого образца получали серии поперечных и продольных срезов терминальных и боковых почек, средней части стебля, поперечные срезы 15 хвоинок, взятых из основания, середины и вершины побега, серии продольных срезов хвои. Срезы окрашивали метиловым зеленым-пиронином, по Ж. Браше (Пирс, 1962). Размеры клеток и тканей определяли с помощью окулярной линейки под микроскопом «Ампливаль» в поляризованном свете. Из выборки поперечных срезов 15 хвоинок каждого побега определяли размеры обеих диагоналей и по формуле площади ромба рассчитывали среднюю площадь их сечения, измеряли диаметр цилиндра эндодермы, число ее клеток по периметру. Многократным (более 28) подсчетом числа клеток мезофилла, укладывающихся в линейке окуляра-микрометра, определяли их средний размер, площадь сечения и число смоляных ходов. Вышеуказанные измерения проведены на всех образцах побегов. Результаты обработаны методом вариационной статистики. Число измерений одноименной величины было рассчитано таким образом, чтобы показатель точности эксперимента был на уровне 5%. Данная работа является продолжением ранее начатого исследования специализации годичных побегов в кроне ели, включающего комплексный морфоанатомический анализ их структур: стебля, хвои, почек и меристем (Скупченко, 1979б).

Результаты исследования

Одноименные гистологические элементы хвои в пределах кроны имеют неодинаковые размеры клеток и их разное число. Это обусловливает различие объемов тканей и изменение размеров и формы хвои.

Средняя длина хвои на годичных побегах возрастает от основания до середины кроны и вновь уменьшается к вершине (см. таблицу). Наблюдается изменение формы поперечного сечения хвои от правильной ромбической с более короткой дорсовентральной диагональю в вершине дерева до квадратной в середине кроны и овальной, вытянутой по вышеуказанной диагонали в основании кроны (рис. 2, *А—Е* — см. вклейку). Коэффициент формы хвои — отношение ее диагонали по ширине a к диагонали по толщине b — уменьшается в направлении от вершины дерева к его основанию. В целом с возрастанием площади поперечного сечения хвои ее коэффициент формы увеличивается.

Мезофилл занимает 84.4—87.3% от общего объема хвои, т. е. эта величина варьирует в кроне в небольших пределах. Клетки мезофилла на поперечном срезе хвои имеют извилистые оболочки, увеличивающие контактную поверхность смежных клеток, межклетники не выявляются. На продольном срезе мезофилл представлен цепочками клеток, расположенных между гиподермой и эндодермой. Цепочки клеток разделены межклетниками (рис. 2, *Ж*, *З*). Средний диаметр клеток мезофилла на поперечном срезе хвои закономерно возрастает от основания к вершине кроны (см. таблицу). Он выше у некоторых побегов с женскими почками по сравнению с их вегетативными аналогами. Клетки мезофилла крупнее в хвое побегов, расположенных на концах ветвей, чем побегов в их основании. В профиле кроны дерева сверху вниз уменьшаются средняя площадь сечения мезофилла и средняя толщина его слоя, рассчитанная как отношение площади поперечного сечения к периметру хвои. Таким образом, теневому типу хвои соответствует меньшая средняя толщина мезофилла. В основании кроны равные объемы мезофилла распределяются на площади поверхности хвои в 2 раза большей, чем в вершине.

Устьица размещены продольными рядами на всех четырех гранях хвои. Минимальное число устьиц и их рядов наблюдается на хвое побегов, расположенных в основании кроны, максимальное — в верхней части. Число устьиц на единице площади поверхности хвои увеличивается в пределах кроны сверху вниз. Между площадью сечения мезофилла и числом устьиц на 1 мм^2 поверхности хвои обнаруживается значительная отрицательная корреляция $r=-0.599$. В хвое побегов в нижней части кроны на 1 мм^3 объема мезофилла приходится большее число устьиц, чем в вершине кроны у активно растущих концевых побегов ветвей.

Число смоляных каналов и их объем в хвое побегов, расположенных в разных частях кроны дерева, непостоянны. На поперечных сечениях через середину хвои встречаются 1—2 канала, в некоторых хвоинках они отсутствуют. Число смоляных ходов из выборки 15 хвоинок побега меняется в среднем от 0.46 у побегов в основании кроны до 1.76 в вершине. Площадь сечения смоляных вместилищ возрастает в направлении к вершине дерева. Между площадью сечения мезофилла и размером смоляных вместилищ существует положительная корреляционная связь $r=0.825$.

Количество клеток эндодермы по периметру проводящего цилиндра на поперечном сечении хвои в профиле кроны дерева увеличивается снизу вверх. Таким же образом изменяется и объем мезофилла, приходящийся на единицу площади поверхности цилиндра эндодермы.

Поскольку годичный побег — единая взаимосвязанная система структур ассимиляционного аппарата и стебля, с нашей точки зрения, представляет интерес величина отношения между объемами мезофилла и стебля (см. таблицу). Полученные данные показывают, что на единицу объема стебля приходится значительно меньший объем мезофилла у активно растущих концевых ветвей в вершине дерева, чем у слаборастущих латеральных в основании кроны.

Обсуждение результатов

Проведенное исследование показало, что в кроне *Picea obovata* количество, размеры и строение хвои на годичных побегах имеют определенный характер изменчивости. В конечном итоге эта изменчивость предопределяет некоторую дифференциацию побегов в выполнении разных функций: более активной ростовой функции с преимущественным удлинением стебля, либо ассимиляционной функции, выражающейся в формировании более развитого листового аппарата. Рассмотрим соотношение различных параметров хвои с объемом и структурой ее основной ткани — мезофилла.

Варьирование средней длины хвои на побеге отчасти обусловливает варьирование и общего объема мезофилла. Расчеты показывают, что между средней длиной хвоинки и объемом мезофилла побега существует положительная связь ($r=0.375$). Одной из причин различия побегов по средней длине хвои может быть неодинаковая ритмика весеннего роста. У тех из них, которые обладают большей длиной хвои в средней и верхней зонах кроны, наблюдается несколько бо-

№ побега	Длина стебля, мм	Число хвоинок на побеге	Длина междоузлия, мм	Средняя длина хвои на побеге, мм	Коэффициент формы хвои, a/b	Средний диаметр клеток мезофилла, мкм
1	60	139	0.432	11.51	1.173	59.00
2	47	107	0.439	11.48	1.149	58.60
3	33	69	0.478	12.61	1.139	54.08
4	27	60	0.450	13.07	1.125	58.15
5	24	55	0.437	14.41	1.013	53.91
6	24	54	0.444	14.40	1.140	54.27
7	20	44	0.455	12.27	1.068	54.62
8	18	41	0.439	11.49	1.041	54.68
9	26	59	0.441	13.30	1.034	54.33
10	30	73	0.411	14.55	1.058	54.24
11	29	62	0.468	14.63	1.008	55.24
12	43	79	0.545	14.77	0.937	56.91
13	25	52	0.482	12.47	0.921	53.34
14	24	48	0.500	11.69	0.831	50.13
15	15	31	0.484	9.02	1.020	51.75
16	43	84	0.512	13.14	0.783	52.33
17	28	54	0.517	12.86	0.734	51.00
18	19	29	0.655	12.38	0.711	51.89
19	19	31	0.613	11.53	0.674	53.84
20	15	21	0.715	12.00	0.764	51.64
21	12	20	0.600	12.77	0.698	51.19
22	21	35	0.600	10.98	0.795	49.63

лее раннее возобновление ростовых процессов в почках. Значительно более тесно (r=0.907) объем мезофилла связан с числом хвоинок на побеге. Таким образом, к более существенному фактору, определяющему возрастание или снижение объема мезофилла на годичном побеге, относится изменчивость количества хвои.

Изменение формы поперечного сечения хвои в кроне ели происходит за счет варьирования числа слоев клеток мезофилла. По данным Д. М. Фрей (1981), наиболее изменчиво число слоев мезофилла по диагонали ширины хвоинки. Полученные нами данные об уменьшении ширины хвоинки у побегов в основании кроны в условиях меньшего освещения соответствуют выводам ряда авторов о том, что главным экзогенным фактором, определяющим изменчивость формы сечения хвоинки, является освещенность (Гари, Гулидова, 1960; Нестерович, Маргайлик, 1969; Kawecka, 1977). По нашим данным, хвоя ели сибирской приобретает четырехгранную форму еще в почке, в период деятельности маргинальной меристемы развивающихся зачатков в августе, поэтому можно считать, что форма сечения хвоинки во многом предопределяется условиями развития ее в почке.

На светомикроскопическом уровне анатомическая структура мезофилла в пределах кроны ели сибирской носит ряд общих черт. Клетки его на продольном срезе хвоинки образуют расположенные поперек оси хвои цепочки, соединяющие эпидерму и эндодерму и разделенные межклетниками. Соседние цепочки имеют между собой в отдельных местах контакты, представляя в целом анастомозирующую ткань; подобную структуру ассимиляционной ткани хвои отмечали у сосны и ели Л. А. Иванов (1939) и у сосны — Cross (1940, цит. по: Эсау, 1969). Размеры мезофилла в хвое зависят от величины составляющих его клеток и их числа. Коэффициент корреляции между площадью сечения мезофилла хвои и диаметром его клеток составляет r=0.706, а между площадью сечения мезофилла и числом его клеток на этом сечении достигает 0.965. Таким образом, увеличение объема мезофилла в большей степени зависит от числа его клеток и в меньшей мере — от их размера. Наблюдаемое отчетливое возрастание размера клеток мезофилла в направлении от основания к вершине дерева и концам ветвей, по-видимому, связано с улучшением условий освещения в этих частях кроны.

Степень взаимосвязи объема мезофилла хвои с освещенностью можно оценить по величине средней толщины, представляющей собой отношение его объ-

Площадь сечения мезофилла хвоинки, мм²	Объем мезофилла хвои, мм³	Число рядов устьиц	Число устьиц на 1 мм длины хвои	Площадь сечения смоляных ходов хвоинки, мкм²	Отношение объема мезофилла к объему стебля
0.867	1286.7	19.44	117.4	8734	1.26
0.826	925.7	18.56	114.9	11070	1.42
0.841	684.2	17.89	113.6	11610	3.06
0.863	622.9	17.11	112.2	12457	3.20
0.912	670.0	20.11	131.2	13288	3.28
0.869	628.9	23.33	146.0	8495	3.78
0.848	422.2	20.11	132.0	6454	3.79
0.766	326.9	17.89	130.1	8641	2.95
0.838	361.3	18.00	117.3	10689	2.24
0.781	766.0	19.78	116.9	8061	5.14
0.896	755.8	20.88	129.5	11089	3.21
0.832	902.8	18.67	119.9	11928	2.14
0.689	411.9	16.11	111.4	6130	4.63
0.498	255.5	15.00	106.4	4766	5.09
0.457	113.5	14.56	102.3	6299	3.83
0.510	539.2	14.44	104.7	9578	3.20
0.460	297.3	13.89	98.7	7065	5.43
0.389	128.9	10.00	66.7	7987	5.61
0.381	124.4	10.00	66.0	9342	3.91
0.364	83.31	10.00	65.5	3045	5.12
0.390	92.5	11.22	67.9	4400	5.79
0.426	148.5	13.11	97.4	7572	4.55

ема к площади наружной поверхности хвои. Наблюдаемое нами возрастание средней толщины слоя мезофилла в направлении к более освещенной вершине дерева соответствует данным, полученным Т. К. Горышиной с соавторами (1979) для листьев в кроне дуба, клена и ильма в условиях лесостепной дубравы Белгородской обл. Аналогичным образом в хвое ели сибирской возрастает объем мезофилла, приходящийся на единицу поверхности цилиндра проводящих тканей, окруженного эндодермой. Вероятно, это может свидетельствовать о том, что заторможенность обмена веществ, возникающая в условиях затенения в основании и глубине кроны, компенсируется большей контактной поверхностью между мезофиллом и проводящим пучком.

Обнаруженная нами отрицательная корреляция между объемом мезофилла и плотностью расположения устьиц показывает, что у активно растущих побегов (в вершине дерева) на единицу объема мезофилла приходится меньшее число устьиц, чем в основании кроны (рис. 3). По-видимому, это объясняется возрастанием функциональных возможностей устьичного аппарата в условиях большей освещенности, скорости движения воздуха и дефицита его влажности на периферии и в верхней части кроны. Резкое уменьшение плотности расположения устьиц у побегов, прекращающих верхушечный рост (в основании ветвей в нижней части кроны), свидетельствует о снижении у них потенциальных возможностей транспирации и обмена веществ.

Общее количество мезофилла хвои побега в пределах кроны дерева значительно изменяется как по абсолютному объему, так и по отношению его к объему стебля. Необходимо отметить, что это отношение имеет бóльшую

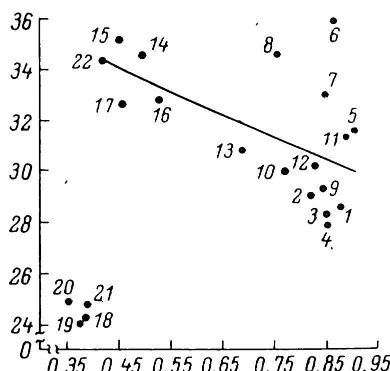


Рис. 3. Зависимость между числом устьиц на 1 мм² поверхности хвоинок и площадью сечения мезофилла.

Цифры — номера анализируемых побегов. *На оси абсцисс* — площадь сечения мезофилла, мм²; *на оси ординат* — число устьиц на 1 мм².

величину у побегов со слабым развитием стебля в основании кроны, оно существенно снижается у активно растущих побегов в вершине дерева (см. таблицу). Столь большое изменение степени обеспеченности побегов мезофиллом дает основание считать, что у них может существовать различие в баллансе ассимилятов, а следовательно, и в условиях питания и обмена веществ у структур, составляющих систему побега. Изменчивость относительного объема мезофилла может быть одной из причин дифференциации побегов по росту и направлению органогенеза.

Выводы

1. Побеги, расположенные терминально на ветвях в вершине дерева, имеют максимальные длину и объем стебля, короткие междоузлия, наибольшие число хвоинок и величину коэффициента формы ее сечения. Мезофилл у них обладает высокими значениями площади сечения и средней толщины, а также наибольшим диаметром клеток. Отношение объема мезофилла к объему стебля минимально. Плотность размещения устьиц невысокая, на единицу объема мезофилла приходится их небольшое число.

2. Боковые побеги отличаются от терминальных значительной величиной отношения объема мезофилла к объему стебля. В средней и верхней частях кроны они обладают максимальной длиной хвои. От вершины к основанию кроны закономерно уменьшается средняя толщина мезофилла и возрастает плотность размещения устьиц.

3. Побеги, не возобновившие роста по длине в анализируемый год в результате торможения деятельности апикальной меристемы, характеризуются минимальными числом хвоинок, площадью их сечения, толщиной мезофилла, плотностью размещения устьиц, числом клеток эндодермы по периметру проводящего цилиндра и их размером.

4. Объем мезофилла зависит в большей степени от числа клеток, чем от их размеров. Число хвоинок на побеге по сравнению с их длиной в большей мере предопределяет изменение объема мезофилла.

ЛИТЕРАТУРА

Василевская В. К. О некоторых корреляциях в строении растений. — Тр. Петергоф. биол. ин-та ЛГУ, 1962, № 19, с. 3—16. — *Васильева Н. П.* Анатомо-морфологические особенности строения хвои сосны обыкновенной на отвалах Подмосковного бассейна. — Сб. науч. трактатов. Центр. лаб. охраны природы, 1976, № 4, с. 156—164. — *Гари К. А., Гулидова И. В.* Режим освещения и фотосинтез у елового подроста в березово-еловых древостоях Вологодской области. — В кн.: Физиологические основы роста древесных растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 5—12. — *Горышина Т. К., Заботина Л. И., Пружина Е. Г.* Особенности ассимиляционных тканей и пластидного аппарата листа в разных частях кроны у некоторых древесных пород в лесостепной дубраве. — Вестн. ЛГУ, Биол., 1979, т. 1, № 3, с. 67—76. — *Данилов М. Д.* Изменение веса и влажности хвои ели обыкновенной и пихты сибирской в связи с собственным возрастом и возрастом дерева. — ДАН СССР, 1948, т. 61, № 2, с. 375—378. — *Иванов Л. А.* Анатомия растений. М.: Гослестехиздат, 1939. 264 с. — *Ковалев А. Г.* Возраст дерева и анатомо-морфологическое строение хвои сосны обыкновенной. — Лесоведение, 1980, № 6, с. 30—35. — *Мамаев С. А.* Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1973. 283 с. — *Нестерович Н. Д., Маргайлик Г. И.* Влияние света на древесные растения. Минск: Наука и техника, 1969. 176 с. — *Новицкая Ю. Е.* Особенности физиолого-биохимических процессов в хвое и побегах ели в условиях Севера. Л.: Наука, 1971. 117 с. — *Пирс Э.* Гистохимия. М.: Изд-во иностр. лит., 1962. 956 с. — *Сашина Г. С.* Изменение эпидермы хвои ели Шренка по сторонам и ярусам кроны. — Тр. Кирг. унив., сер. биол. науки, 1976, вып. 15, ч. 1, с. 100—105. — *Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с. — *Скупченко В. Б.* Вибрационная микротомия мягких тканей. — Серия препр. сообщ. «Новые научные методики», Сыктывкар, 1979а, вып. 2. 56 с. — *Скупченко В. Б.* Количественный анатомический анализ стеблевых структур годичных побегов ели сибирской. — В кн.: Экология роста и развития сосны и ели на Северо-Востоке европейской части СССР. Сыктывкар, 1979б, с. 24—45. — *Фрей Д. М.* Экоморфологический анализ хвои ели и полога ельника: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Тарту, 1981. 23 с. — *Эсау К.* Анатомия растений. М.: Мир, 1969. 564 с. — *Benecke U.* Surface area of needles in *Pinus radiata* — variation with respect to age and crown position. — N. Z. J. Forest Sci., 1979, vol. 9, N 3, p. 267—271. — *Kawecka A.* Różnice w budowie igiel świerka pospolitego (*Picea abies* (L.) Karst.) w różnych poziomach korony. — Rocnik Dendrol., 1977, vol. 30, p. 67—73.

Институт биологии Коми филиала
АН СССР,
Сыктывкар.

Получено 29 XII 1981

В. В. Украинцева

ЗНАЧЕНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ СОСТАВА ПИЩИ КРУПНЫХ РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ ИСКОПАЕМЫХ ЖИВОТНЫХ СИБИРИ ДЛЯ ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИХ РЕКОНСТРУКЦИЙ [1]

V. V. UKRAINTSEVA. THE SIGNIFICANCE OF THE STUDIES IN FORAGE COMPOSITION OF THE LARGE HERBIVOROUS FOSSIL ANIMALS OF SIBERIA FOR PALAEOGEOGRAPHICAL RECONSTRUCTIONS

Приведены результаты исследования содержимого желудочно-кишечных трактов ископаемых животных, обнаруженных в различных районах Сибири. Обсуждается вопрос о причинах относительно быстрого вымирания в плейстоцене некоторых представителей «мамонтового» фаунистического комплекса, в частности мамонта.

Как известно, мерзлая туша мамонта с хорошо сохранившимся желудочно-кишечным трактом, наполненным растительными остатками, впервые в истории была обнаружена в 1900 г. на р. Березовке в Якутии (Герц, 1902). Российская академия наук организовала тогда экспедицию для раскопок мамонта. Чучело его демонстрируется в Ленинградском зоологическом музее.

Если в каком-либо районе нашей страны сейчас обнаруживают труп или скелет ископаемого животного, то АН СССР и Комитет по изучению мамонтов и мамонтовой фауны организуют комплексные экспедиции в этот район. Ботаническую часть исследований проводит и координирует Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград).

К настоящему времени в различных районах Сибири найдено и изучено 9 ископаемых животных, у 6 из которых сохранилось содержимое их желудочно-кишечных трактов, — лошади, бизона и четырех мамонтов; пять из этих находок приурочены к бассейнам рек Колымы и Индигирки (рис. 1).

Растительность — один из основных факторов, характеризующих условия обитания растительноядных животных. Между этими животными и растениями, которыми они питаются, существует тесная связь. Малейшее изменение в составе растений, а также способе их добывания животными отражается, согласно К. К. Флерову (1965), на их строении. Все это делает растительноядных животных одним из лучших объектов изучения при палеогеографических реконструкциях. В свете вышесказанного становится особенно понятным, насколько важно как в теоретическом, так и в практическом отношениях изучение содержимого желудочно-кишечных трактов ископаемых животных, найденных в непереотложенном (in situ) состоянии, а также отложений, вмещающих их.

Материал и методика

Проведение такого рода исследований потребовало особого методического подхода. Пробы для анатомо-морфологического, палинологического и карпологического изучения отбирали из одних и тех же отделов желудочно-кишечных трактов, что позволило сравнивать данные, полученные разными методами, и оценить возможности каждого из методов. Благодаря именно такому подходу было установлено, что соотношения основных групп растений — трав, кустарников и кустарничков, определенных, например, в желудке селериканской ископаемой лошади по макроостаткам (рис. 2, *I*) и по пыльце (рис. 2, *II*), — очень близки, и поэтому мы можем считать, что они отражают истинное соотношение указанных групп растений в питании животного. С другой стороны, палинологический метод позволяет выявить более полно таксономический состав растений, служивших пищей животным (Куприянова, 1957; Украинцева (Культина), 1977). Этому способствует то, что пыльцевые зерна и споры под дей-

---

[1] Материалы статьи были представлены на III Международном териологическом конгрессе 28 VIII 1982 (Хельсинки, Финляндия).

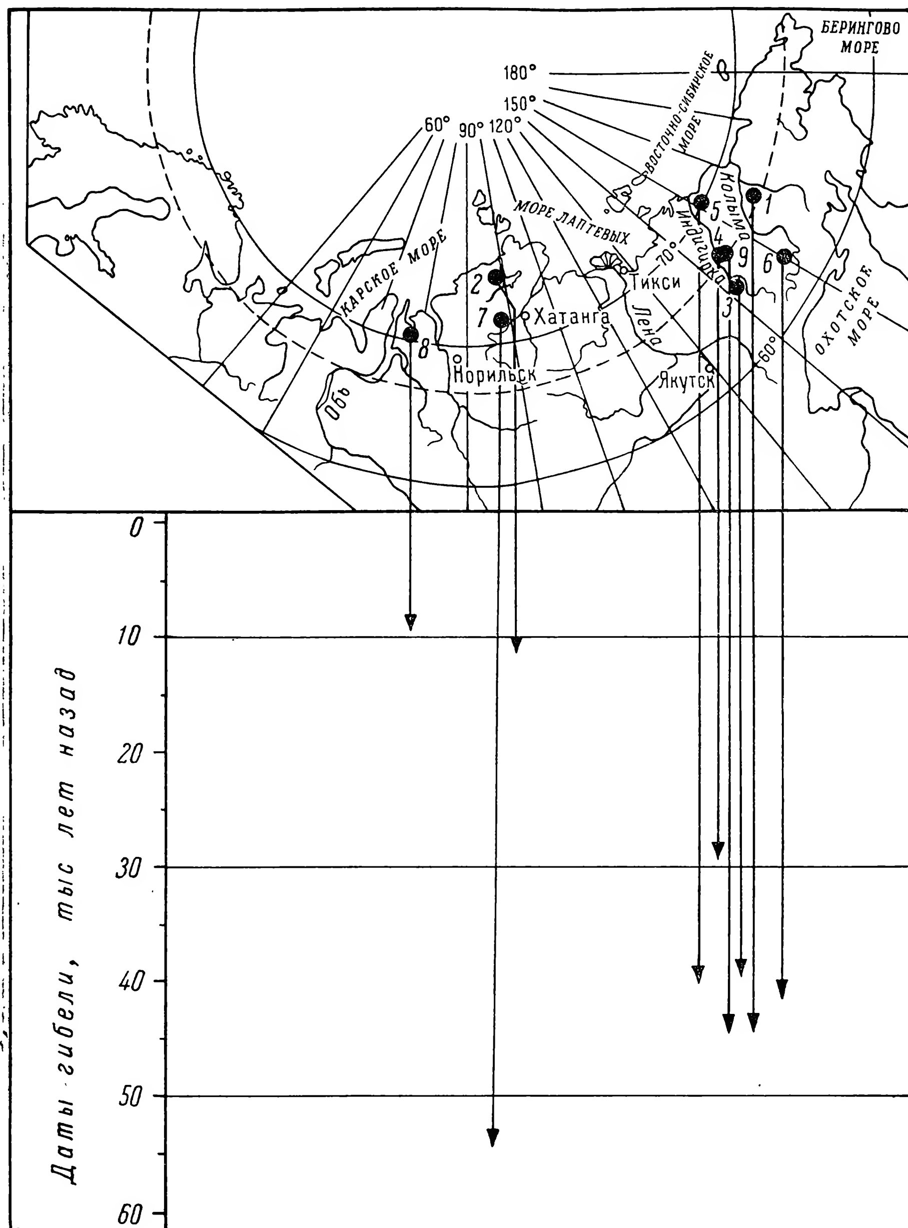


Рис. 1. Места находок в Сибири мерзлых туш и скелетов (или их фрагментов) животных, погибших в различные периоды плейстоцена и голоцена.

1 — мамонт, р. Березовка, 1900 г.; *2* — мамонт, р. Мамонтовая, 1948 г.; *3* — лошадь, р. Эльги (ручей Селерикан), 1968 г.; *4* — бизон, среднее течение р. Индигирки, 1971 г.; *5* — мамонт, среднее течение р. Шандрин, 1971 г.; *6* — киргиляхский мамонт (мамонтенок «Дима»), 1977 г.; *7* — мамонт Верещагина, р. Большая Лесная Рассоха, 1978 г.; *8* — юрибейский мамонт, среднее течение р. Юрибей, 1979 г.; *9* — терехтяхский мамонт, среднее течение р. Индигирки, 1971 г.

ствием желудочного сока практически не разрушаются, тогда как ткани некоторых растений, особенно представителей лугового разнотравья, перевариваются настолько, что фактически не поддаются определению или могут быть определены лишь до семейства. Хорошие результаты дает карпологический метод при определении, например, осоковых (Егорова, 1977), тогда как пыльца осоковых пока трудно определима даже до рода. Дифференцированное изучение содержимого разных отделов желудочно-кишечных трактов дает возможность, напри-

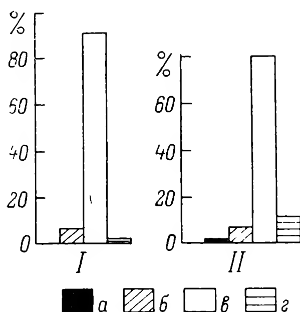


Рис. 2. Общий состав растений, установленный в желудочно-кишечном тракте селериканской ископаемой лошади.

I — макроостатки растений: ткани, сосудисто-волокнистые пучки, кора кустарников; II — пыльца и споры. а — древесных пород, б — кустарников и кустарничков, в — травянистых растений, г — споровых (*Bryophyta* и *Pteridophyta*).

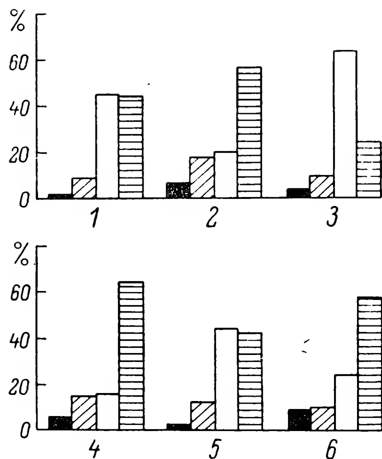


Рис. 3. Палинологические спектры (общий состав) содержимого желудочно-кишечного тракта мамонта, обнаруженного в среднем течении р. Юрибей (рис. 1, *8*), и отложений, его вмещающих.

1 — желудок; 2 — средняя часть кишечника; 3 — ободочная кишка, 4 — прямая кишка; 5, 6 — обнажение № 1 (5 — обр. 15, 6 — обр. 12 — растительный детрит под мамонтом). Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

мер, по составу палинологических спектров составить представление о характере растительных сообществ, которые были для животного пастбищами или посещались им незадолго до гибели (рис. 3).

Результаты исследования и их обсуждение

Содержимое желудочно-кишечных трактов всех найденных в Сибири ископаемых животных, а также отложений, в которых они были погребены, изучены к настоящему времени достаточно полно. По макроостаткам, пыльце, спорам, плодам и семенам выявлен состав растений, которыми питались ископаемые животные, и установлены соотношения основных групп растений — трав, кустарников, кустарничков и мхов в кормовой массе их желудочно-кишечных трактов. Состав макроостатков (Сукачев, 1914; Солоневич, Вихирева-Василькова, 1977; Солоневич и др., 1977; Украинцева и др., 1978; Горлова, 1982; Станищева, 1982) и пыльцы (Тихомиров, Куприянова, 1954; Куприянова, 1957; Тихомиров, Культина, 1973; Украинцева (Культина), 1977; Украинцева и др., 1978; Метельцева, 1979; Украинцева, 1981, 1982) свидетельствуют о ведущей роли травянистых растений в питании представителей «мамонтового» фаунистического комплекса. Ветви и листья кустарников и кустарничков — ив (*Salix* spp.), берез (*Betula exilis*, *B. nana*), ольховника (*Alnus fruticosa*), вересковых (*Ericaceae*), нижние ветви некоторых деревьев (*Larix*, *Betula*, *Chosenia*) [2] также поедали эти животные. Не случайно в спектрах содержимого желудочно-кишечных трактов пыльца кустарников и кустарничков составляет (2) 6—14, древесных пород не превышает 4%. Соотношение пыльцы растений, важных в кормовом отношении — злаковых, осоковых и представителей разнотравья, варьирует (рис. 4), что вполне естественно,[3] так как оно отражает не только роль тех или иных групп растений в питании животных, но и региональные особенности характера растительности районов их гибели.

В этом отношении весьма показательны результаты исследования содержимого желудочно-кишечных трактов двух животных — селериканской лошади

[2] Названия растений даны в основном по С. К. Черепанову (1981).

[3] Диаграмма 1 (рис. 4) построена по Л. А. Куприяновой (Тихомиров, Куприянова, 1954). Для диаграммы 7 (рис. 4) использованы результаты палинологического анализа отложений, вмещавших останки мамонта (Украинцева и др., 1981).

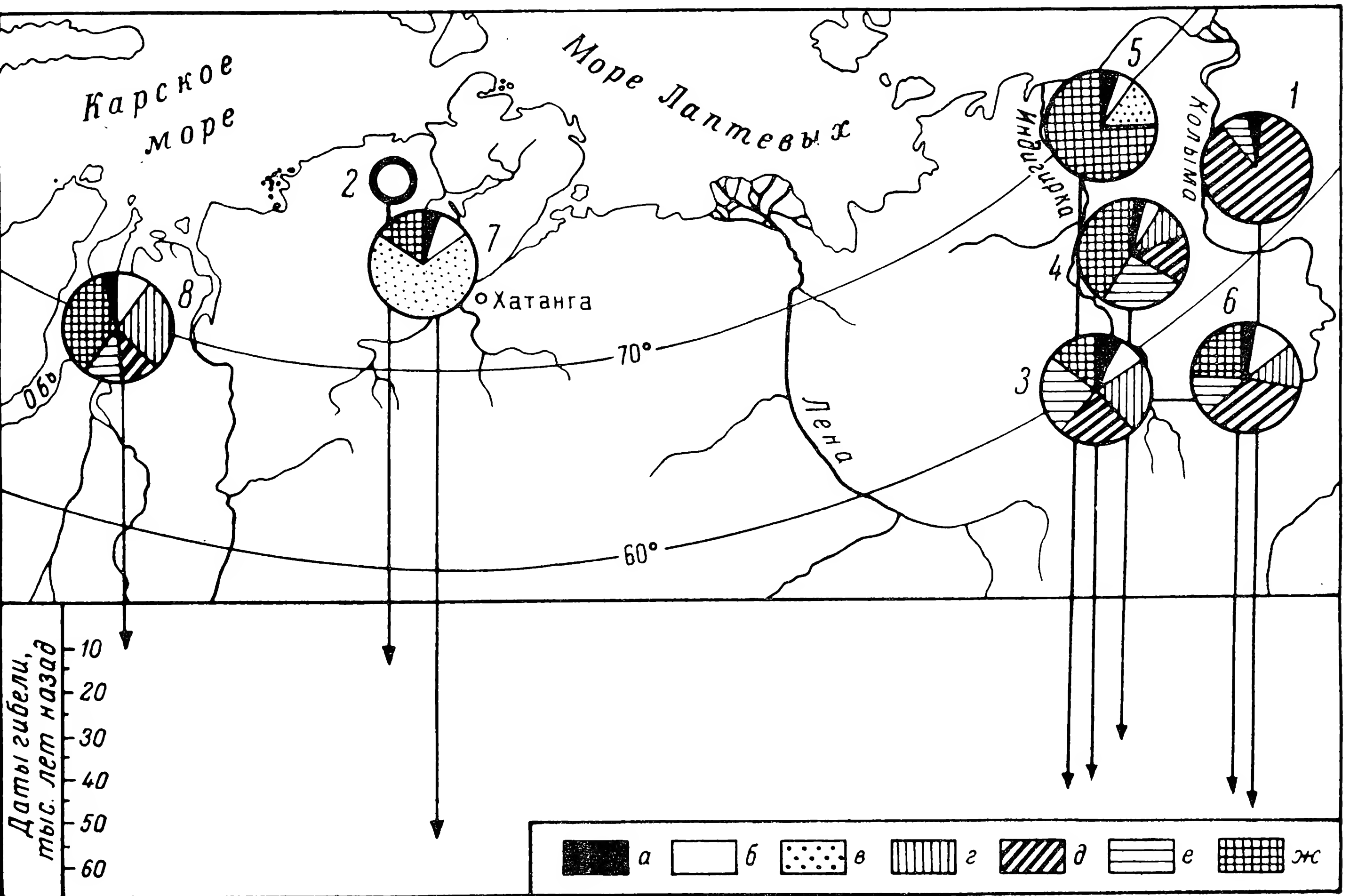


Рис. 4. Соотношение основных групп растений (в процентах), определенных по пыльце и спорам в содержимом желудочно-кишечных трактов растительноядных животных, погибших в Сибири в различные периоды плейстоцена и голоцена.

1—8 — то же, что на рис. 1. *а* — деревья, *б* — кустарники и кустарнички, *в* — травы (NAP), *г* — осоки, *д* — злаки, *е* — разнотравье, *ж* — мхи и папоротники.

(рис. 1, *3*) и шандринского мамонта (рис. 1, *5*). В желудочно-кишечном тракте лошади преобладали остатки травянистых растений и их пыльца (рис. 2), причем осоковые, злаки и разнотравье представлены почти в равных соотношениях (рис. 4, *3*). Вместе с травами лошадь захватывала и поедала стебли мхов — *Polytrichum strictum*, *Polytrichum* sp. 1, sp. 2, *Rhytidium rugosum*, *Distichium capillaceum*, *Thuidium abietinum*, а также *Bryum* sp., *Tortula ruralis*, *Sphagnum* sp., которые в кормовой массе попадались изредка. Ветви кустарников (*Alnus fruticosa*, *Salix* spp., *Betula exilis*), нижние ветви некоторых деревьев *Betula platyphylla*, *Alnus hirsuta*) также поедались ею. Разнообразие экологических групп растений, остатки которых обнаружены в желудочно-кишечном тракте лошади (Тихомиров, Культина, 1973; Егорова, 1977; Солоневич, Вихирева-Василькова, 1977; Украинцева (Культина), 1977), свидетельствует, что незадолго до гибели она паслась на суходольных, в той или иной мере остепненных горных полянах с *Carex bigelowii* Torr. ex Schwein subsp. *rigidioides*, *Kobresia filifolia*, *Thalictrum foetidum*, *Allium strictum*, *Selaginella sibirica*, *Stellaria jacutica*; сырых болотистых лугах с *Kobresia* cf. *cappiliformis*, *Polygonum scabrum*, *Caltha palustris*, *Juncus* sp. и другими растениями. В небольшом количестве, но постоянно встречалась пыльца таких деревьев, как ель *Picea obovata*, сосна *Pinus sylvestris*, береза *Betula* sp. ex sect. *Albae*, ольха *Alnus hirsuta*. Современные ареалы некоторых из этих деревьев удалены от места находки более чем на 1000 км. Небольшое количество пыльцы названных выше деревьев среди растительных остатков содержимого желудочно-кишечного тракта животного можно объяснить тем, что ко времени поедания им растений деревья и кустарники уже отцвели (большинство деревьев и кустарников цветет в апреле и мае), поэтому в желудочно-кишечном тракте лошади оказалась лишь та пыльца деревьев и кустарников, которая осела на других растениях или попала в водоемы (в том числе несколько дальнезаносных пыльцевых зерен вяза и липы).[4] В связи с этим даже такое небольшое количество пыльцы деревьев в кормовой массе указывает на участие их в растительном покрове данного района.

Палеоботанические данные свидетельствуют о том, что во время жизни лошади — 38590±1120 лет назад (Арсланов, Чернов, 1977) — климат района ее гибели и сопредельных территорий был несколько теплее современного, так как в состав лесов того периода входили крупная древовидная береза, ель, сосна.

Обилие остатков мхов (кусочков их листьев, веточек и спор) в кормовой массе шандринского мамонта (рис. 4, *5*), бизона (рис. 4, *4*) и юрибейского мамонта (рис. 4, *8*) свидетельствует о том, что эти малоценные, фактически баластные в кормовом отношении растения (Кошкина, 1961) тем не менее поедались животными, так как были широко распространены в растительном покрове тех районов. В кормовой массе шандринского мамонта обильные остатки мхов представлены 15—16 видами, близкими по экологии (Солоневич и др., 1977). Чаще других попадались *Polytrichum commune*, *P. strictum*, *Aulacomnium turgidum*, а также *Sphagnum angustifolium*, *Sph. girgensohnii*, *Sph.* sp. ex sect. *Palustris*. Менее обильны остатки *Tomenthypnum nitens* и других 5—6 видов. Споры мхов составляют 76% от суммы всех учтенных в составе спектра пыльцы и спор (рис. 4, *5*). Состав макроостатков, а также пыльцы и спор содержимого желудочно-кишечного тракта этого животного свидетельствует о том, что пищей ему служили осоки, пушицы, ветви и листья кустарников и кустарничков (*Betula* sp. ex sect. *Nanae*, *Salix* spp., *Ericaceae* gen. et sp., *Dryas punctata*), мхи, а иногда и ветви лиственницы. Хвоя, кора, остатки семенных чешуй, пыльца лиственницы обнаружены в кормовой массе его желудочно-кишечного тракта в небольшом количестве. Мамонт поедал также злаки и некоторые растения из группы разнотравья, эпидермальные мягкие и сочные ткани которых хорошо перевариваются, а поэтому макроостатки их слабо представлены или не представлены совсем, тогда как пыльца этих растений (*Valeriana capitata*, *Artemisia vulgaris*, *Pedicularis* sp., *Saxifraga* sp., *Caryophyllaceae*) присутствовала. Необходимо отметить, что видовой состав мхов, равно как и состав основной массы макроостатков (осоки, пушицы), состав пыльцы и спор свидетель-

---

[4] Было отмечено одно пыльцевое зерно липы.

ствуют о заболоченности участков, служивших мамонту пастбищами. Последние чередовались с редколесьями и лесами из лиственницы *Larix gmelinii*. Современный растительный покров бассейна р. Шандрин характеризуется широким распространением ерниковых тундр, моховых кочкарных и болотистых тундр, а также осоково-гипновых болот.

Сведения о характере растительности районов находок других животных в периоды их жизни представлены в таблице. Из данных этой таблицы следует вывод о том, что обнаруженные животные, во всяком случае большинство из них, существовали в условиях либо несколько более благоприятных, чем современные (березовский мамонт, селериканская лошадь, шандринский мамонт), либо в условиях, уже близких или аналогичных современным (юрибейский мамонт) в районах их находок. Во всяком случае 7 из 9 обнаруженных животных, как установлено методом радиоуглеродного анализа (Гейнц, Гарутт, 1964; Арсланов, Чернов, 1977; Арсланов и др., 1980, 1982; Шило, Ложкин, 1981), погибли в различные периоды потеплений позднего плейстоцена и раннего голоцена (см. таблицу). Необходимо отметить, что благодаря находкам этих конкретных особей и комплексному исследованию их была получена возможность составить представление об условиях обитания некоторых представителей «мамонтового» фаунистического комплекса. Однако выявить условия обитания не отдельных особей, а видов можно лишь учитывая характер глобальных изменений климата и природной среды в позднем плейстоцене и голоцене. Рассматривая характер глобальных изменений климата и природной среды в плейстоцене (Герасимов, 1961; Марков и др., 1961, 1968; Величко, 1973, 1981; Кинд, 1974; и др.), можно сделать исключительно важное заключение. Для эпохи мамонта, т. е. времени его существования как вида, как и для других представителей «мамонтового» фаунистического комплекса, характерен циклический, колебательный характер изменений природной среды, а именно чередование холодных (ледниковых) и теплых (межледниковых) эпох. Полученные в последние годы данные о длительности холодных и теплых ритмов (эпох) и их соотношении в плейстоцене (Величко, 1973, 1981) имеют, по моему мнению, принципиальное значение для понимания причин относительно быстрого вымирания в плейстоцене некоторых холодовыносливых видов животных — мамонта, шерстистого носорога, пещерного медведя и др.

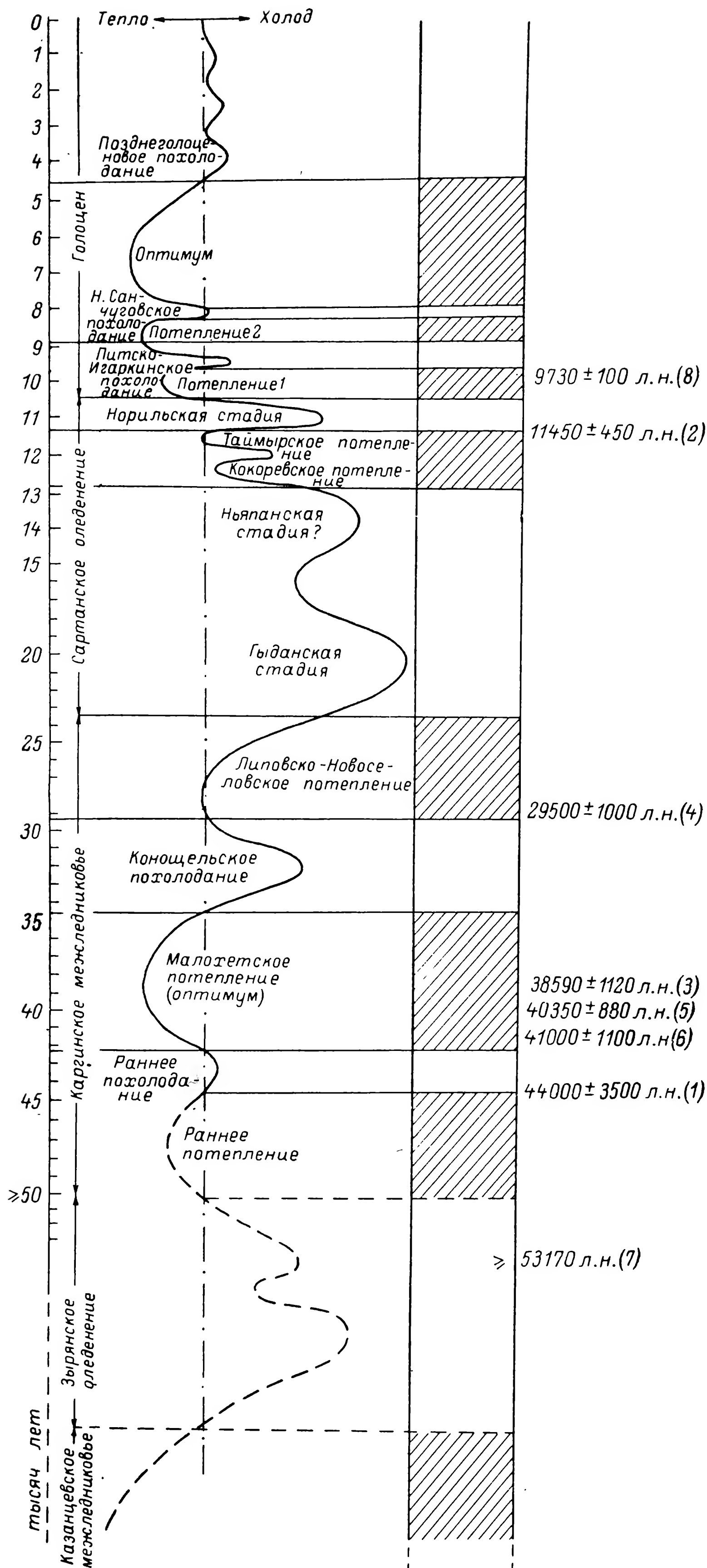
По скоростям накопления лёссов — этих своеобразных «часов» холодных эпох, А. А. Величко установил, что длительность отдельных холодных эпох (оледенений) не превышает 50 тыс. лет. Суммарная длительность холодных эпох (оледенений), начиная с окского времени и включая валдайское, оценивается по этим данным в 500 тыс. лет. «Плейстоцен, характернейшей чертой которого считаются эпохи оледенений, на самом деле оказывается преимущественно теплым — „межледниковым“. На межледниковые условия приходится более $^2/_3$ всего времени. Холодные эпохи представляются в виде относительно коротких импульсов на фоне общих теплых условий, господствовавших в течение плейстоцена» (Величко, 1981 : 229). Ритмы потеплений даже в самый холодный этап плейстоцена (вюрмская, валдайская эпоха) были продолжительнее холодных ритмов: так, внутри каргинской межледниковой эпохи в интервале времени 50—25 тыс. лет назад установлено три теплых ритма (раннее потепление, малохетское потепление, липовско-новоселовское потепление) длительностью 5—8 тыс. лет каждый, и два холодных ритма (раннее похолодание и конощельское похолодание) длительностью 2—4.5 тыс. лет (Кинд, 1974); причем длительность теплых ритмов в интервале времени 50—10 тыс. лет назад составила в сумме около 22 тыс. лет, т. е. немного более половины всего этого интервала времени (рис. 5).

Приведенные выше данные о длительности и соотношении холодных и теплых ритмов в плейстоцене, как в широком, так и в узком понимании его объема, показывают, что представители «ледниковой» фауны (определение В. И. Громова),

---

Рис. 5. Схема, иллюстрирующая периоды массовой гибели в Сибири крупных растительноядных животных, связанные с глобальными изменениями климата и природной среды. Климатическая кривая приведена по Н. В. Кинд (1974).

1—8 — то же, что на рис. 1; даты гибели — по данным ^{14}C анализа.


Тепло
Холод
0
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
20
25
30
35
40
45
≥50
тысяч лет
Голоцен
Сартанское оледенение
Каргинское межледниковье
Зырянское оледенение
Казанцевское межледниковье
Позднеголоценовое похолодание
Оптимум
Н. Санчуговское похолодание
Потепление 2
Питско-Игаркинское похолодание
Потепление 1
Норильская стадия
Таймырское потепление
Кокоревское потепление
Ньяпанская стадия?
Гыданская стадия
Липовско-Новоселовское потепление
Конощельское похолодание
Малохетское потепление (оптимум)
Раннее похолодание
Раннее потепление
9730 ± 100 л.н.(8)
11450 ± 450 л.н.(2)
29500 ± 1000 л.н.(4)
38590 ± 1120 л.н.(3)
40350 ± 880 л.н.(5)
41000 ± 1100 л.н(6)
44000 ± 3500 л.н.(1)
≥ 53170 л.н.(7)

Растительность и фауна некоторых районов Сибири в антропогене

Животное, место и дата находки	Дата гибели по ^{14}C	Реконструированная растительность	Современная растительность района находки животного
Мамонт Верещагина, р. Большая Лесная Рассоха (юго-восточный Таймыр), 1978 г.	53170 лет назад (ЛУ-1057)	Злаково-разнотравные и осоково-злаковые сообщества [1]	Тундры ерниковые, разнотравно-кустарничковые, пятнистые тундры; валиково-полигональные болота
Мамонт, р. Терехтях (среднее течение р. Индигирки), 1971 г.	44000 ±1870 л. н. (ЛУ-1050)	Тундра, лесотундра (?) [2]	Лиственничные леса
Мамонт, р. Березовка, 1900 г.	44000 ±3500 л. н.	Лиственничные с участием *Betula pendula*, *Alnus hirsuta*, *Pinus sibirica* леса; луга и сообщества остепненного типа [3]	Лиственничные леса с участием *Betula platyphylla*
Киргиляхский (магаданский) мамонт (верховья р. Колымы), 1977 г.	41000 ±1100 л. н. (МАГ-366 Б) 39570 ±870 л. н. (ЛУ-718 А)	Листвяги с *Betula platyphylla*; ерники; гипновые и травяно-гипновые болота;[4] горные тундры;[5] листвяги только по долинам рек; тундры кустарниковые и кустарничковые горные; сообщества типа горных степей [6]	Лиственничные леса при участии *Betula platyphylla* только на склонах южных экспозиций; по долинам тополево-чозениево-лиственничные леса; ерники
Мамонт, р. Шандрин (низовье р. Индигирки), 1971 г.	40350 ±880 л. н. (ЛУ-595)	Лесотундра; моховые тундры; осоково-гипновые болота [7]	Кустарниковые и кустарничковые тундры; осоково-пушицевые моховые болота; валиково-полигональные болота
Лошадь, ручей Селерикан, р. Эльги (верховье р. Индигирки), 1968 г.	38590 ±1120 л. н. (ЛУ-506)	Лиственничные леса с участием *Picea obovata*, *Betula platyphylla*; в долинах злаково-осоковые и злаково-разнотравные луга [8]	Лиственничные с участием *Betula platyphylla* леса; в долинах — с *Chosenia macrolepis*, *Populus suaveolens*; долинные луга и сообщества остепненного типа на склонах южных экспозиций
Бизон, среднее течение р. Индигирки, 1971 г.	29500 ±1000	Лиственничные леса; злаково-осоковые и злаково-разнотравные луга [9]	Лиственничные леса; ерники; травяные болота
Мамонт, р. Мамонтовая (северо-западный Таймыр), 1948 г.	11450 ±450 л. н. (Т-297)	Кустарниковая тундра; лесотундра (?) [10]	Пушицево-моховые тундры; пушицево-осоковые пятнистые моховые тундры; дриадово-осоковые пятнистые тундры; разнотравно-злаковые группировки.
Мамонт, среднее течение р. Юрибей (Гыданский п-ов), 1979 г.	9730 ±100 л. н.	Лесотундра; кустарниковые (ерниковые) тундры; травяные и кустарниковые моховые долинные луга; злаково-осоковые сообщества [11]	Ерниковые и ивняковые тундры; моховые тундры; полигональные болота

[1] Украинцева и др. 1981. [2] Медведев, Воронова, 1977. [3] Сукачев, 1914; Тихомирова, Куприянова, 1954; Куприянова, 1957. [4] Белая, Кистерова, 1978. [5] Абрамов, Абрамова, 1981. [6] Украинцева, 1981. [7] Солоневич и др., 1977. [8] Тихомирова, Культина (Украинцева), 1973; Украинцева (Культина), 1977. [9] Украинцева и др., 1978. [10] Заклинская, 1954.

выработавшие в процессе эволюции приспособления к жизни в холодных и сухих условиях (Громов, 1948; Гарутт, 1965; Верещагин, Барышников, 1980), бóльшую часть времени (в сумме $^{2}/_{3}$) существовали в условиях среды, не соответствующих их морфофункциональным приспособлениям, т. е. неблагоприятных, пессимальных для них условиях теплых эпох (Украинцева, 1979; Ukraintseva, 1981). Возраставшие в периоды потеплений (межледниковий) облесенность и заболоченность приводили к резкому сокращению пастбищ, необходимых для этих крупных растительноядных животных. Качественный состав кормов ухудшался, в нем доминировали растения влажных и заболоченных местообитаний — осоки, пушицы, злаки, мхи, которые по содержанию протеинов, белков, жиров и минеральному составу менее ценны, чем растения сухих местообитаний и лугового разнотравья. Осоки и злаки, остатки которых преобладают в желудочно-кишечных трактах ископаемых животных, по своей питательной ценности и содержанию минеральных элементов почти равноценны. Однако осоки влажных местообитаний значительно уступают как по питательной ценности, так и по минеральному составу, в частности по содержанию кальция, осокам пустынных и горных местообитаний (Ларин, 1950). Что касается мхов, макроостатки и споры которых обильны в желудочно-кишечных трактах шандринского мамонта, бизона и юрибейского мамонта, то это неполноценный корм (Кошкина, 1961). Ухудшение качественного состава кормов в теплые интервалы плейстоцена обусловливало низкую рождаемость и более частые падежи зимой; в летние сезоны теплых периодов смертность животных также резко возрастала. Все это приводило к сокращению общей численности. Генетические возможности таких узкоспециализированных видов, как мамонт и шерстистый носорог, оказались недостаточными для приспособления их к условиям теплых эпох. Циклический, колебательный характер условий природной среды в плейстоцене лишал этих животных возможности приспособления к определенным условиям среды, так как колебания последней были достаточно резкими, а смена холодных и теплых ритмов была столь быстрой в геологическом масштабе времени, что перестройка в организмах животных корреляционных связей практически исключалась, в связи с чем вымирание для многих из них стало лишь вопросом времени. Наиболее узкоспециализированные виды, к которым относятся мамонт, шерстистый носорог, пещерный медведь, вымерли в первую очередь, тогда как овцебык, бизон, сайга и другие резко сократили свои ареалы, но дожили до наших дней. Современные их ареалы приурочены к районам интенсивного освоения. Чтобы и этих животных в ближайшее время не постигла участь мамонта и некоторых его современников, необходимо рационально использовать, а там, где это возможно, взять под охрану районы, где названные выше животные распространены. В частности, необходимо разумно подходить к использованию оленьих пастбищ: выявляя новые, рационально использовать старые.

Таким образом, непродолжительное существование мамонта и некоторых других плейстоценовых видов — его спутников — обусловлено структурой и ходом природного процесса в плейстоцене, циклическим, колебательным характером природной среды, соотношением длительности холодных, оптимальных для этих холодовыносливых животных ритмов, и теплых, для них пессимальных; тем, что эти холодовыносливые животные бóльшую часть времени существовали в условиях среды, не соответствующих их морфофункциональным приспособлениям, — в условиях теплых эпох.

Современный уровень знаний в области палеогеографии плейстоцена и полученные в последние годы данные об условиях обитания мамонтов и других представителей «мамонтового» фаунистического комплекса (шерстистый носорог, лошадь, бизон), не позволяют говорить о внезапном вымирании в голоцене мамонта и некоторых других видов животных. Оно было, как мною показано выше, перманентно-циклическим, но относительно быстрым в геологическом масштабе времени.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамов И. И., Абрамова А. Л. Мхи из участка захоронения мамонтенка. — В кн.: Магаданский мамонтенок. Л.: Наука, 1981, с. 247—253. — *Арсланов Х. А., Верещагин Н. К., Лядов В. В., Украинцева В. В.* О хронологии каргинского межледниковья и ре-

конструкции ландшафтов Сибири по исследованиям трупов мамонтов и их «спутников». — В кн.: Геохронология четвертичного периода. М.: Наука, 1980, с. 208—213. — *Арсланов Х. А., Чернов С. Б.* Об абсолютном возрасте селериканской ископаемой лошади. — В кн.: Фауна и флора антропогена Северо-Востока Сибири. Л.: Наука, 1977, с. 76—78. — *Арсланов Х. А., Лядов В. В., Филонов Б. А., Чернов С. Б.* Об абсолютном возрасте юрибейского мамонта. — В кн.: Юрибейский мамонт. М.: Наука, 1982, с. 35—36. — *Белая Б. В., Кистерова И. Б.* Палинологические данные, полученные в связи с находкой мамонтенка летом 1977 г. — В кн.: Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР, 1978, вып. 24, с. 250—251. — *Белорусова Ж. М., Ловелиус Н. В., Украинцева В. В.* Палеогеография позднего плейстоцена и голоцена в районе находки селериканской лошади. — В кн.: Фауна и флора антропогена Северо-Востока Сибири. Л.: Наука, 1977, с. 265—276. — *Величко А. А.* Природный процесс в плейстоцене. М.: Наука, 1973. 265 с. — *Величко А. А.* К вопросу о последовательности и принципиальной структуре главных климатических ритмов плейстоцена. — В кн.: Вопросы палеогеографии ледниковых и перигляциальных областей. М.: Наука, 1981, с. 220—246. — *Верещагин Н. К., Барышников Г. Ф.* Палеоэкология поздней мамонтовой фауны в арктической зоне Евразии. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1980, т. 85, вып. 2, с. 5—19. — *Гарутт В. Е.* Ископаемые слоны Сибири. — В кн.: Антропогеновый период в Арктике и Субарктике. Тр. Науч.-исслед. ин-та геологии Арктики. М.: Недра, 1965, т. 143, с. 106—130. — *Гейнц А. Е., Гарутт В. Е.* Определение абсолютного возраста ископаемых остатков мамонта и шерстистого носорога из вечной мерзлоты Сибири при помощи активного радиоуглерода. — ДАН СССР, 1964, т. 154, № 6, с. 1367—1370. — *Герасимов И. П.* Современное состояние учения о ледниковом периоде и его роль в исследовании четвертичного периода (антропогена) на территории СССР. — Изв. АН СССР, сер. географ., 1961, № 4, с. 3—9. — *Герц О. Ф.* Отчеты начальника экспедиции императорской Академии наук на Березовку для раскопок трупа мамонта. — Изв. имп. Акад. наук, 1902, т. 16, № 4, с. 137—174. — *Горлова Р. Н.* Растительные макроостатки, обнаруженные в желудочно-кишечном тракте юрибейского мамонта. — В кн.: Юрибейский мамонт. М.: Наука, 1982, с. 37—43. — *Громов В. И.* Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР. — Тр. Ин-та геол. наук. М.: Изд-во АН СССР, 1948, вып. 64, геол. серия (№ 17). 522 с. — *Егоров Т. В.* Карпологический анализ растительных остатков пищи селериканской ископаемой лошади. — В кн.: Фауна и флора антропогена Северо-Востока Сибири. Л.: Наука, 1977, с. 218—221. — *Заклинская Е. Д.* К вопросу о растительном покрове в эпоху жизни и гибели таймырского мамонта. — ДАН СССР, 1954, т. 98, № 3, с. 171—174. — *Кинд Н. В.* Хронология позднего антропогена по радиометрическим данным. — В кн.: Стратиграфия. Палеонтология. М., 1974, т. 4, с. 5—49. — *Кошкина Т. В.* Новые данные по питанию норвежского лемминга (Lemmus lemmus). — Бюл. МОИП, 1961, отд. биол., т. 66, № 6, с. 15—32. — *Куприянова Л. А.* Анализ пыльцы растительных остатков из желудка березовского мамонта (к вопросу о характере растительности эпохи березовского мамонта): Сб. памяти Африкана Николаевича Криштофовича. М.; Л., 1957, № 4, с. 332—358. — *Ларин И. В.* О кормовой ценности осок. — Докл. ВАСХНИЛ, 1950, вып. 8, с. 15—22. — *Марков К. К., Лазуков Г. И., Гричук М. П.* Основные закономерности развития природы территории СССР в течение четвертичного периода (ледникового периода-антропогена). — Изв. АН СССР, 1961, сер. геогр., № 4, с. 10—13. — *Марков К. К., Величко А. А., Лазуков Г. И., Николаев В. А.* Плейстоцен. М.: Высшая школа, 1968. 303 с. — *Медведев Л. Н., Воронова Н. В.* Калеоптерологический анализ геологических разрезов мамонтовых кладбищ в Северной Якутии. — В кн.: Мамонтовая фауна Русской равнины и Восточной Сибири. Л.: Наука, 1977, с. 72—77. — *Метельцева Е. П.* Исследование растительных остатков пищи ископаемых животных. — В кн.: Частные методы изучения истории современных экосистем. М.: Наука, 1979, с. 239—251. — *Солоневич Н. Г., Вихирева-Василькова В. В.* Растительные остатки содержимого желудочно-кишечного тракта селериканской лошади (Якутия). — В кн.: Фауна и флора антропогена Северо-Востока Сибири. Л.: Наука, 1977, с. 203—221. — *Солоневич Н. Г., Тихомиров Б. А., Украинцева В. В.* Предварительные результаты исследования растительных остатков из желудочно-кишечного тракта шандринского мамонта. — В кн.: Фауна и флора антропогена Северо-Востока Сибири. Л.: Наука, 1977, с. 277—280. — *Сукачев В. Н.* Исследование растительных остатков пищи мамонта, найденного на р. Березовке Якутской области. — В кн.: Научные результаты экспедиции, снаряженной Академией наук для раскопок мамонта на р. Березовке в 1901 году. СПб., 1914, т. 3, с. 1—17. — *Тихомиров Б. А.* К характеристике растительного покрова эпохи мамонта на Таймыре. — Бот. журн., 1950, т. 35, № 5, с. 482—497. — *Тихомиров Б. А.* О природных условиях и растительности эпохи мамонта на севере Сибири. — В кн.: Проблемы Севера. Л., 1958, вып. 1, с. 156—172. — *Тихомиров Б. А., Культина В. В.* Исследование пыльцы и спор из желудка селериканской ископаемой лошади. — ДАН СССР, 1973, т. 209, № 6, с. 1464—1466. — *Тихомиров Б. А., Куприянова Л. А.* Исследование пыльцы из растительных остатков пищи березовского мамонта. — ДАН АН СССР, 1954, т. 45, № 6, с. 1313—1315. — *Украинцева В. В. (Культина)*. Реконструкция флоры и растительности времени жизни и гибели селериканской ископаемой лошади по палинологическим данным. — В кн.: Фауна и флора антропогена Северо-Востока Сибири. Л.: Наука, 1977, с. 223—253. — *Украинцева В. В.* Растительность теплых эпох позднего плейстоцена и вымирание некоторых крупных растительноядных млекопитающих. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 3, с. 318—330. — *Украинцева В. В.* Природная среда и условия гибели мамонтенка. — В кн.: Магаданский мамонтенок. Л.: Наука, 1981, с. 254—261. — *Украинцева В. В.* Природная среда и условия гибели мамонта в среднем течении р. Юрибей (Гыданский полуостров). — В кн.: Юрибейский мамонт. М.: Наука, 1982, с. 19—29. — *Украинцева В. В., Арсланов Х. А., Белорусова Ж. М., Боч М. С.* Растительность и природные условия бассейна реки Большая Лесная Рассоха в верхнем плейстоцене (в связи с находкой

мамонта). — Бот. журн., 1981, т. 66, № 10, с. 1444—1453. — *Украинцева В. В., Кожевников Ю. П.* Растительный покров района находки киргиляхского мамонтенка (верховья Колымы). — Бот. журн., 1979, т. 64, № 8, с. 1091—1098. — *Украинцева В. В., Кожевников Ю. П.* Растительный покров района находки таймырского мамонта (юго-восточный Таймыр, река Большая Лесная Рассоха). — Бот. журн., 1981, т. 66, № 7, с. 987—997. — *Украинцева В. В., Флеров К. К., Солоневич Н. Г.* Ботанический анализ растительных остатков из желудочно-кишечного тракта бизона, найденного в Якутии. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 7, с. 1001—1004. — *Флеров К. К.* О происхождении фауны Канады в связи с историей Берингии. — В кн.: Четвертичный период и его история. М.: Наука, 1965, с. 121—128. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. М.; Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шило Н. А., Ложкин А. В.* Радиоуглеродное датирование мамонтенка. — В кн.: Магаданский мамонтенок. Л.: Наука, 1981, с. 48—49. — *Ukraintseva V. V.* Vegetation of warm Late Pleistocene intervals and the extinction of some large herbivorous mammals. — Polar Geography and Geology. October—December, Scripta Publ. Co, 1981, p. 189—203.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 25 XI 1982.

УДК 665.325.655 (575.4) : (582.24+576.85+568.1) Бот. журн., т. 69, № 7

Л. Е. Родин (редактор) [1]

СТАЦИОНАРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ФИСТАШНИКОВ БАДХЫЗА. ГРИБЫ, МИКРООРГАНИЗМЫ, РЕПТИЛИИ. ФИТОКЛИМАТ, ПОЧВЫ И ВОДНЫЙ РЕЖИМ ДОМИНАНТОВ

L. E. RODIN (ED.). PERMANENT STUDIES OF PISTACHIO WOODLANDS IN BADGHYZ. FUNGI, MICROORGANISMS, REPTILIA. PHYTOCLIMATE, SOILS AND WATER REGIME OF DOMINANTS

Рассматриваются дальнейшие результаты стационарных исследований (см.: Бот. журн., 1984, т. 69, № 6, с. 799—809). Из 90 собранных видов паразитных грибов преобладают пероноспоровые, ржавчинные и несовершенные; все они вредоносные.

Выделено 9 типов фитоклимата. Самые неблагоприятные фитоклиматы формируются на южных и западных склонах под молодыми деревьями; наиболее благоприятные — на выровненных участках и на северных и восточных склонах под средневозрастными и старыми особями.

Транспирация *Pistacia vera* характеризуется довольно высокой интенсивностью. Установлено различие по этому показателю между мужскими и женскими деревьями; имеются отличия и по другим признакам. По-видимому, мужские особи *Pistacia vera* более ксерофильны, чем женские.

Водный режим основных доминантов травяного покрова неодинаков: осока имеет уравновешенный водный режим, тогда как мятлик — подвижный; осока умеренно расходует воду на испарение, мятлику же свойствен более интенсивный водообмен.

Микологические исследования (В. А. Мельник). В районе Бадхызского стационара выявлено 90 видов паразитных грибов, в том числе пероноспоровых — 31, сумчатых (мучнисто-росяных) — 3, ржавчинных — 30, головневых — 2, несовершенных — 24. По данным Е. Н. Кошкеловой с соавторами (1970), в Бадхызе известно 287 видов грибов, основная масса которых относится к сапрофитным сфериальным и сферопсидальным грибам; флора паразитных микромицетов насчитывает 92 вида, из них пероноспоровых — 6, сумчатых (мучнисто-росяных) — 14, ржавчинных — 37, головневых — 11 и несовершенных — 24. Сопоставление данных о численности паразитных грибов с результатами наших 3-летних исследований показывает, что по числу видов они почти совпадают. При анализе выявленных нами видов обращает на себя внимание значительное число видов пероноспоровых грибов. Это связано с тем,

[1] В написании этой статьи участвовали В. А. Мельник, Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград (БИН); И. С. Скалон, БИН; Е. Н. Попова, Одесский государственный университет; А. Ю. Целлариус, Кивачский государственный заповедник, Карельская АССР; Л. Л. Дворникова, Ленинградский государственный университет (ЛГУ); Л. Н. Алексеенко, ЛГУ; Т. И. Рахимов, ЛГУ; С. Н. Шереметьев, БИН; Н. Н. Измайлова, БИН. В дальнейшем после названия раздела в скобках указана фамилия автора.

что в весенние месяцы, когда проводили сборы, эти грибы встречаются наиболее обильно (особенно благоприятной для них была очень влажная и теплая весна 1976 г.). Плодоношения же ржавчинных, головневых, многих сумчатых и несовершенных грибов появляются позже, поэтому не все виды этих грибов попали в сборы. Наиболее распространенными и вредоносными из пероноспоровых грибов являются *Peronospora diptychocarpi* Kalymb., *P. echinospermi* Swing., *P. goldbachiae* Galum., *P. arborescens* (Berk.) By., *P. isatidis* Gacum., *P. taurica* Jacz. и др. На многих видах крестоцветных очень часто встречалась *Albugo candida* (Pers.) Kze., но вредоносность ее была невелика. Ржавчинные грибы представлены были в основном видами рода *Puccinia*. Из несовершенных самым распространенным был гриб *Ramularia onobrychidis* Allesch., а также представители родов *Cercospora*, *Cercosporela*, *Septoria*, *Ovularia*. Наиболее вредоносные из них *Ramularia onobrychidis*, а также *Septoria lepidii* Desm., *S. alliicola* Bacuml., *S. ferulina* Petr., *S. didymospora* Golov., *S. salsolae* Kalymb., *Marsonina delastrei* (Del.) Magn. Широко распространены в Бадхызе мучнисто-росяные грибы, их вредоносность также велика. Пока их выявлено здесь 6 видов; они появляются позже (ближе к лету). Головневые грибы в Бадхызе немногочисленны.

Флора грибов Бадхыза остается все еще слабо изученной. Из всех выявленных нами грибов из пероноспоровых новыми для этого района оказались 28 видов, из ржавчинных — 14, из несовершенных — 17, из сумчатых — 3. Впервые в нашей стране здесь обнаружен гриб *Cercospora nigellae* Hollós, очень редкими являются *Septoria bellevaliae* Pat. и *Puccinia frankeniae* Lk. Результаты исследований опубликованы (Мельник, 1978, 1980; Гришкан, Мельник, 1980).

Микроорганизмы в почвах фисташников (И. С. Скалон). В сероземах фисташников Бадхыза широко распространены почвенные микроорганизмы, представляющие различные физиологические группы, вызывающие минерализационные процессы в почве. Состав и численность микроорганизмов в значительной мере зависят от почвенно-экологических условий, растительного покрова и особенно от влажности почвы. Последняя резко менялась в течение лет исследования. В благоприятном по погодным условиям 1979 г. было отмечено наибольшее развитие микроорганизмов. Засушливыми были 1980 и 1981 гг., что вызвало снижение численности микроорганизмов. При этом выявилось довольно четкое возрастание их численности на северных склонах по сравнению с южными как по средним данным, так и по максимальным (табл. 1, А).

ТАБЛИЦА 1

Численность микроорганизмов (общая, олигонитрофильных и спорообразующих) в слое почвы 0—15 см, на 1 г абс. сух. почвы на северных и южных склонах в 1979—1981 гг. (средние цифры, повторность — 5)

Экспозиция склона	1979	1980	1981	Среднее за 1979—1981 гг.
А. Общая численность микроорганизмов, млн. клеток				
Северная	4.01 (5.60)	3.42 (4.90)	2.79 (3.70)	3.41 ±0.61
Южная	3.16 (3.20)	2.38 (3.90)	1.68 (2.40)	2.41 ±0.43
Б. Олигонитрофильные микроорганизмы, млн. клеток				
Северная	нет данных	1.70	1.44	1.57 ±0.18
Южная	»	1.35	1.14	1.24 ±0.01
В. Спорообразующие микроорганизмы, тыс. клеток				
Северная	60	75	63	66 ±3.96
Южная	51	59	56	55 ±2.34

Примечание. В скобках указаны максимальные значения.

В почве фисташников выявлены в значительных количествах олигонитрофильные микроорганизмы или, как их теперь называют, «микрофлора рассея-

ния». Характерной их особенностью является способность бактерий развиваться за счет использования незначительных количеств минеральных соединений, кроме того, многие из них фиксируют азот из воздуха, что положительно сказывается на балансе азота в почве. Они участвуют в минерализации различных веществ и, размножаясь в почве, образуют определенное количество биомассы и этим улучшают плодородие почвы.

Распространение олигонитрофильных микроорганизмов различно в разных сообществах, однако и здесь отмечается также преобладание их численности на северных склонах (табл. 1, Б). Существенно, что в почвах фисташников 80—95% исследованных микроорганизмов относятся к жизненной форме ауксотрофов, способных развиваться за счет минеральных соединений.

Микроорганизмов аммонификаторов, разлагающих белковые вещества, в сероземах фисташников очень мало. Из них спорообразующие бактерии развиваются в количестве десятков и реже сотен тысяч клеток в 1 г почвы (табл. 1, В). Преобладают *Bacillus megatherium*, *B. idosus*, *B. mesentericus*, *B. agglomeratus*. В сероземах фисташников почти отсутствует азотобактер. Азотфиксатор *Clostridium pasteurianum* встречается в количестве не более нескольких десятков клеток. Также мало целлюлозоразлагающих бактерий. Обнаружены представители родов *Cellvibrio*, *Cytophaga*, *Sporocytophaga*.

ТАБЛИЦА 2

Численность микроорганизмов в 1 г абс. сух. почвы в травяных сообществах, подвергавшихся и не подвергавшихся пожару

	Глубина образца, см	Численность, $\times 10^6$
Горевшие	0—5	7.02
	5—20	5.24
Негоревшие	0—5	2.17
	5—20	1.30

В сероземах широко распространены актиномицеты, разлагающие растительные остатки. Численность их по отношению к общему количеству микроорганизмов, выращенных на крахмально-аммиачном агаре, в 1980 г. составляла от 24.0 до 49.8% в различных сообществах. Чаще встречались группы Albus, Flavus, Achromogenes, Verticillata, Rubro-aurantiacus. При этом оказалось, что доля актиномицетов в среднем выше на южных склонах, чем на северных. Это подтверждают наблюдения о более активных процессах разложения подстилки на южных склонах.

Интерес представляет влияние «степных» пожаров на почвенные микроорганизмы. Через 8 месяцев после пожара (август 1978 г.) среди молодых посадок *Pistacia vera* на выгоревших участках травяного покрова численность микроорганизмов была значительно выше, чем на участках, не подвергавшихся действию огня (табл. 2).

Рептилии и некоторые другие животные фисташников (А. Ю. Целлариус). Среди дневных поверхностно обитающих энтомофагов в районе колодца Кепеле в летний период наиболее обильны ящерицы, суммарная зоомасса которых составляет около 350 г на «объединенный гектар» (живой вес). Зоомасса мелких насекомоядных птиц (Parus bokharensis Licht., Oenanthe isabellina Temm. и др.) несколько ниже, и они питаются преимущественно не на поверхности почвы, а на травяной растительности и в кроне фисташки. Насекомоядных млекопитающих — 2 вида (Erinaceus auritus Gmel., Crocidura suaveolens Pall.), активных в ночной или сумеречный периоды. Дневные насекомоядные ящерицы представлены 8 видами, из которых наиболее многочисленны Ablepharus pannonicus Licht. (около 250 экз. на объединенный гектар), Agama sanguinolenta Pall. (1.5 экз./га), A. erythrogastra Nikolsky (2.5), Eumeces schneideri Daudin (1.8) и E. taeniolatus Blyth (2.3). Общая численность ящериц наиболее высока на дне саев по сухим руслам временных водотоков. Здесь она значительно (иногда в десятки раз) выше, чем на склонах и водоразделах. В пределах одного биотопа ящерицы размещены также неравномерно: плотность населения на подкроновых участках фисташки много выше, чем в межкроновых пространствах (Целлариус А., Целлариус Н., 1982), заметно выше численность на участках, прилегающих к колониям Rhombomys opimus Licht., автомобильным дорогам и полосам противопожарной распашки. В питании всех видов ящериц преобладают беспозвоночные сапрофаги (от 60 до 98%

у разных видов), растениеядные и хищные беспозвоночные составляют меньшую часть пищи.

Фитоклимат (Е. Н. Попова). В основу классификации фитоклиматов фисташников Бадхыза положены следующие факторы: особенности микроклимата в разных элементах рельефа; средообразующая роль разновозрастных деревьев. Выделено 9 типов фитоклимата по степени благоприятного влияния их на травяные микрогруппировки в связи с возрастом деревьев [2] и формой кроны:[3] 1) самый теплый, очень сухой (м, с, З); 2) очень теплый, сухой (м, З); 3) теплый, сухой (с, З, ПП); 4) относительно теплый, довольно сухой (м, З); 5) относительно теплый, сухой (м, З, ПП); 6) относительно теплый, несколько увлажненный (с, ПП, ПП—ПЛ); 7) прохладный, несколько увлажненный (ст. З, ПП); 8) холодный, увлажненный (с, ПП, ПЛ); 9) самый холодный и влажный (ст, ПЛ, ПП—ПЛ). Самые неблагоприятные фитоклиматы формируются на южных и западных склонах под молодыми деревьями, наиболее благоприятные — на выровненных участках, на северных и восточных склонах под средневозрастными и старыми особями. Более подробные характеристики фитоклимата опубликованы ранее (Попова, Мекеда, 1984).

Почвы Бадхыза (Л. Л. Дворникова, Л. Н. Алексеенко, Т. И. Рахимов). Почвообразующие породы — алевролиты и песчаники с прослоями конгломератов — характеризуются легким механическим составом, что определяет и специфику почв: они супесчаные и легкосуглинистые с некоторой лёссовидностью. Им свойственна также высокая скважность, что обеспечивает хорошую промачиваемость при выпадении осадков и отсутствии поверхностного стока. В процессе обследования были заложены почвенные шурфы на основных элементах рельефа. Они подбирались парами: один разрез на межкроновом пространстве и второй — под кроной дерева.

На плоских или пологоочерченных вершинах увалов распространены сероземы типичные супесчаные с гумусовым горизонтом порядка 17 см; для пологих склонов характерны светлые сероземы с гумусовым горизонтом около 14—15 см. Почвы под кроной фисташки относятся к типичным сероземам тоже супесчаным, гумусовый горизонт порядка 16 см, несколько темнее и немного богаче по содержанию гумуса. В целом следует отметить значительную морфологическую однородность сероземов Бадхыза с их нечетко выраженным иллювиально-карбонатным горизонтом, отсутствием гипса и легкорастворимых солей, а также легким механическим составом и низким содержанием органического вещества (Дворникова и др., 1981; Алексеенко и др., 1981). На высших точках хр. Гяз-Гядык, по-видимому, развиты темные сероземы, близкие к горно-коричневым почвам.

Водный режим почв (Т. И. Рахимов). Влага — важнейший фактор жизни фитоценозов Бадхыза. Были выбраны 13 модельных точек, где проводили бурение скважин до глубины 2—2.5 м с отбором образцов на влажность через каждые 10 см.

Грунтовые воды на территории стационара лежат глубоко (20 м и более) и не оказывают влияния на водный режим почв фисташников.

В годовом ходе влагозапасов выделяются два периода: влагонакопления (осенне-зимне-ранневесенний) и интенсивного расходования влаги (весенне-летний), когда испарение из корнеобитаемого слоя и расход влаги на транспирацию не компенсируются осадками.

Глубина промачивания варьирует в отдельных местоположениях, однако в небольших пределах — порядка 75—80 (120) см. Заметное влияние оказывают деревья фисташки: крона задерживает 30—40% осадков (Попова, Ганнибал, 1982), и в результате глубина проникновения воды здесь меньше, чем на открытых местах. Однако в апреле различия в запасах воды под кроной и вне ее сглаживаются, а летом под кроной влаги больше.

Наиболее заметны колебания содержания влаги в верхних горизонтах почвы (0—60 см), где сосредоточены наибольшие количества корней травянистых рас-

---

[2] Возраст: м — молодые (50—100 лет), с — средневозрастные (100—300), ст — старые (более 300).

[3] Форма кроны: З — зонтиковидная, ПП — полушаровидная приподнятая, ПЛ — полушаровидная лежачая.

тений, в более глубоких горизонтах (особенно ниже 150 см) колебания влажности значительно меньше.

В разных местоположениях рельефа отмечаются характерные различия влажности почвы. Так, на южных склонах влажность меньше, что зависит от большего прогревания почвы и более сильного испарения. На склонах северной экспозиции и выровненных площадках влажность больше.

Влагообеспеченность растений заметно различается по периодам вегетации и в разные по увлажненности годы. Так, в 1979 г. с февраля и до начала мая на всех участках количество воды до глубины 120—175 см было выше уровня ВУЗ (влажность устойчивого завядания), но уже со второй половины мая количество доступной для растений влаги быстро снижалось, особенно в верхней части почвенного профиля. В течение продолжительного периода, с мая по ноябрь, а иногда и до декабря, верхние горизонты почв остаются сухими (ниже ВУЗ) и лишь после осенне-зимних дождей их влажность возрастает и максимум влагозапасов наблюдается в ранневесенний период. Такой характер динамики доступной для растений влаги определяет ритмику развития всех растений, корневые системы которых расположены в верхних горизонтах почвы.

Превышение испаряемости над количеством поступающих атмосферных осадков определяет отнесение почв Бадхыза к непромывному типу водного режима. Более подробные сведения частично опубликованы (Рахимов, 1982).

Транспирация и водный баланс *Pistacia vera* (С. Н. Шереметьев). Фисташка характеризуется довольно высокими значениями интенсивности транспирации. Ее максимальные значения наступают, как правило, в мае. Наиболее интенсивно фисташка испаряет воду на склоне южной экспозиции, наименее — на склоне северной экспозиции и в долине (Шереметьев и др., 1980). При ухудшении условий произрастания (на склоне южной экспозиции) интенсивность транспирации у женских особей выше, чем у мужских. Протекание процесса транспирации во времени неодинаково у особей разного пола. Эти различия усиливаются в засушливые летние месяцы: для женских растений в этот период характерен пик транспирации в ранние утренние часы с довольно низкими ее значениями в течение дня; максимальные величины транспирации у мужских особей наблюдаются около полудня в течение всего сезона вегетации. Обнаружена тесная корреляционная зависимость транспирации от температуры и дефицита влажности воздуха. Интенсивность транспирации мужских особей в бо́льшей степени, чем женских, связана с температурой воздуха. На изменения дефицита влажности воздуха и мужские, и женские экземпляры реагируют одинаково. В ритме работы устьиц листьев фисташки обнаруживаются примерно те же различия, что и по интенсивности транспирации (Шереметьев, 1982).

Содержание воды в листьях фисташки заметно меняется в течение сезона: довольно высокое в начале вегетации (в апреле — около 73%), оно падает примерно на 20% до июля, затем до конца вегетации остается практически на одном уровне; различия у мужских и женских особей не обнаружены.

Водоудерживающая способность листьев женских растений фисташки меньше, чем листьев мужских особей. Реальный водный дефицит в листьях невелик и составляет в среднем за сезон примерно 18% и мало различается у мужских и женских особей. Осмотическое давление клеточного сока листьев колеблется от 17 до 48 атм; наибольшие показатели наблюдаются во второй половине вегетации, женские особи отличаются бо́льшими значениями.

Жаростойкость листьев фисташки приблизительно одинакова как для мужских, так и для женских растений. Повреждающая температура составляет примерно 48 °С.

Удельная поверхностная плотность листьев является показателем, характеризующим степень ксерофитности растений. Чем выше этот показатель, тем более ксерофитными являются растения. У мужских особей фисташки удельная поверхностная плотность листьев выше, чем у женских.

Анализ полученных экспериментальных данных, а также сопоставление их с литературой показывают, что мужские и женские особи фисташки отличаются друг от друга по ряду признаков. По всей видимости, мужские особи фисташки более ксерофитны, чем женские.

Исследование водного режима основных доминантов (Н. Н. Измайлова). Показатели водного режима двух ведущих видов травяного покрова — *Carex pachystylis* и *Poa bulbosa* — свидетельствуют, что они обладают неодинаковой физиологической реакцией на одни и те же условия среды. Осока имеет уравновешенный водный режим, в то время как мятлик — подвижный. Осока характеризуется умеренной тратой воды на испарение, невысокими колебаниями запасов воды в листьях как в течение сезона, так и в разные по гидротермическим условиям годы. Мятлику свойствен более интенсивный водообмен, бо́льшие колебания показателей водного режима в неблагоприятные годы. Так, например, мятлик в засушливые годы в течение дня до 14 раз обновляет свой водный запас, во влажные — запас воды меняется до 7 раз за день, осока же — 10 раз в засушливый и 8 — во влажный.

Вероятно, приспособление осоки к засушливым условиям осуществляется путем повышения осмотического давления и умеренной траты воды на испарение, у мятлика — лабильностью всех показателей водного режима. Однако в засушливые годы водный режим мятлика напряженный, что выражается и в сокращении размера его особей, и в численности в фитоценозах. При максимальной фитомассе сообщества потери воды на транспирацию составляют около 0.5 мм. При этом популяция осоки расходует 66% воды, мятлика — 22 и только 12% приходится на остальные виды (Малышева и др., 1982).

Другие травянистые виды, преимущественно однолетние, характеризуются неустойчивым водным режимом, их отличает высокая оводненность листьев (до 80—90%), интенсивная транспирация (0.8—0.9 г/г·ч в засушливые годы и 1—1.5 — во влажные), что, по-видимому, ограничивает развитие *Onobrychis pulchella*, *Papaver pavoninum*, *Trigonella noeana* Boiss., *Erodium cicutarium* (L.) L'Hér., *Muretia oeroilanica* Korov. и других видов в засушливые годы. Осмотическое давление клеточного сока у этих видов по сравнению с осокой и мятликом относительно невысокое и даже в засушливые периоды выше 29 атм не отмечалось (у осоки и мятлика осмотическое давление за годы наблюдений регистрировалось в пределах 21—40 атм).

Ячмень *Hordeum distichon* по транспирации близок осоке *Carex pachystylis* и мятлику *Poa bulbosa*, т. е. характеризуется невысокой интенсивностью испарения (0.2—0.5 г/г·ч — типичные значения), но в отличие от них имеет большую оводненность тканей (75—89%). Осмотическое давление высокое (25—30 атм). Сезонные колебания этих показателей невелики, погодичные — значительны, но меньше выражены, чем промежуточные между таковыми у осоки и мятлика.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеенко Л. Н., Дворникова Л. Л., Окунева Е. Ю., Рахимов Т. И. Условия почвообразования и основные черты морфологии сероземов Бадхыза. — Вестн. ЛГУ, сер. геол., географ., 1981, вып. 1, № 6, с. 68—75. — *Гришкан И. Б., Мельник В. А.* Пероноспоровые грибы Бадхыза. — Нов. сист. низш. раст., 1980, т. 17, с. 39—41. — *Дворникова Л. Л., Алексеенко Л. Н., Окунева Е. Ю., Рахимов Т. И.* Сероземы холмогорья Бадхыз и их генетические особенности (на примере урочища Кепеле). — Вестн. ЛГУ, сер. геол., географ., 1981, вып. 4, № 24, с. 43—50. — *Кошкелова Е. Н., Фролов И. П., Джураева З.* Микофлора Бадхыза, Карабиля и южной части Мургабского оазиса. Ашхабад: Ылым, 1970. 204 с. — *Малышева Г. С., Ганнибал Б. К., Измайлова Н. Н.* Реакция травянистых растений фисташников Бадхыза на условия среды. — Экология, 1982, № 5, с. 8—15. — *Мельник В. А.* Новые для флоры Бадхыза (Туркмения) виды паразитных микромицетов. — Мат. VI конф. по споровым растениям Средней Азии и Казахстана. Душанбе: Изд-во Ин-та ботаники АН ТаджССР, 1978, с. 197—198. — *Мельник В. А.* Весенняя флора паразитных грибов Бадхыза (Туркмения). — Нов. сист. низш. раст., 1980, т. 17, с. 46—50. — *Попова Е. Н., Ганнибал Б. К.* Влияние *Pistacia vera* на распределение атмосферных осадков. — Пробл. освоения пустынь, 1982, № 2, с. 28—35. — *Попова Е. Н., Мекеда Т. Н.* Средообразующая роль *Pistacia vera* (*Anacardiaceae*) в условиях Бадхыза. — Бот. журн., 1984, № 5, с. 662—670. — *Рахимов Т. И.* Сероземы геокомплексов фисташников Бадхызского государственного заповедника. — Автореф. дис. . . . канд. геогр. наук. Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. 19 с. — *Целлариус А. Ю., Целлариус Н. Б.* О влиянии сорокопутов на пространственное размещение азиатского гологлаза в Бадхызе. — Экология, 1982, № 1, с. 80—82. — *Шереметьев С. Н.* Эколого-биологическая характеристика фисташки настоящей (*Pistacia vera* L.) в Бадхызе. — Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л.: Наука, 1982. 20 с. — *Шереметьев С. Н., Мекеда Т. Н., Ганнибал Б. К.*

Некоторые эколого-физиологические особенности мужских и женских растений *Pistacia vera* (*Anacardiaceae*) в условиях Бадхыза. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 11, с. 1604—1613.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 V 1983.

УДК 539.22 : 581.17.1 : 582.635.2

Бот. журн., т. 69, № 7

Э. Г. Торгашева

УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ХЛОРОПЛАСТОВ МЕЗОФИЛЛА ЛИСТА *MORUS ALBA* (*MORACEAE*) В УСЛОВИЯХ АЛЮМИНИЕВОГО ЗАВОДА

E. G. TORGASHEVA. ULTRASTRUCTURAL CHANGES IN THE CHLOROPLASTS OF LEAF MESOPHYLL IN *MORUS ALBA* (*MORACEAE*) UNDER CONDITIONS OF ALUMINIUM PLANT

Проведено электронно-микроскопическое изучение структуры хлоропластов мезофилла листа *Morus alba* в контроле и в условиях длительного воздействия комплекса токсических газов на территории Таджикского алюминиевого завода. Выявлены резкие отличия в структуре хлоропластов опытных растений. Оболочка хлоропластов истончается, а сами они приобретают неправильную форму и сильно разбухают вследствие нарушения проницаемости ограничивающих хлоропласт мембран. Тилакоидная система подверглась реорганизации и частичному разрушению, число крахмальных зерен резко сократилось, в строме хлоропластов появилось большое количество крупных светлоокрашенных пластоглобул.

В связи с развитием южно-таджикского территориально-промышленного комплекса, в состав которого входит Таджикский алюминиевый завод в г. Турсунзаде, наблюдается загрязнение окружающей атмосферы некоторыми токсическими газами. Среди них наиболее вредными для растений и животных являются фтористый водород, сернистый газ, хлористый водород и двуокись азота. Известно, что некоторые виды растений в зоне действия фитотоксикантов дают картину обширных повреждений, хорошо заметных при визуальных наблюдениях. Другие же виды, напротив, почти не обнаруживают или не обнаруживают вовсе явных признаков повреждения. Однако совершенно очевидно, что внешнее благополучие растений еще не является свидетельством того, что нет нарушений в метаболизме клетки и не подверглась изменению ее внутренняя структура. По мнению А. П. Авцына и В. А. Шахматова (1979), изучение скрытых повреждений имеет большое значение, так как позволяет выявить самые первые реакции живого организма на действие повреждающих агентов. Изменение газового состава атмосферы относится к группе физических повреждающих факторов. Это изначальное физическое воздействие сначала вызывает физико-химические, а в дальнейшем — глубокие биологические изменения в клетках растений и животных. Электронно-микроскопические исследования, позволяющие выявить изменения структуры на субклеточном уровне, проводятся преимущественно в условиях экспериментальных. Некоторые результаты исследований в этой области приведены в работах L. Wei, G. Miller (1972), Г. М. Илькуна (1978), А. М. Силаевой (1978), R. Heath (1980) и других авторов. В последние годы делаются попытки выявить закономерности ультраструктурных изменений в клетках растений под влиянием различных атмосферных загрязнителей в естественных условиях. Например, В. П. Колмакова (1981) дает оценку физиологического и структурного состояния ассимиляционного аппарата некоторых древесных растений, находящихся в зоне действия промышленных выбросов. Автор отмечает раннее появление признаков старения в хлоропластах. Оба направления в электронно-микроскопических исследованиях несомненно имеют важное значение для разработки критериев структурной устойчивости растений к комплексу токсических газов, выбрасываемых в атмосферу промышленными предприятиями. Считается доказанным, что из всех внутри-

клеточных органелл наиболее чувствительными являются хлоропласты, которые очень быстро реагируют на изменения окружающей среды. Помимо высокой чувствительности, они обладают способностью к аккумуляции различных элементов. Работами C. Chang и C. Thompson (1966), применившими метод дифференциального центрифугирования, показано, что фракция хлоропластов содержала наиболее высокий процент фтора по сравнению с фракциями других внутриклеточных органелл. Heath (1980) высказал предположение, что ионы некоторых веществ, в том числе, вероятно, и ионы токсических газов, проникая в мембрану хлоропластов, вступают во взаимодействие с липидами мембраны, тем самым изменяя ее структуру и проницаемость.

Задача наших исследований — изучение особенностей ультраструктуры хлоропластов хлоренхимы листа *Morus alba* L. при воздействии выбросов алюминиевого завода. Мы попытались выявить элементы специфичности ответной реакции хлоропластов на действие повреждающего агента, в роли которого в данном случае выступает комплекс атмосферных загрязнителей с преобладающим токсикологическим действием фтористого водорода.

Шелковица белая широко распространена в Средней Азии и имеет важное народнохозяйственное значение. Листья шелковицы являются единственным кормом для гусениц тутового шелкопряда. Помимо целей шелководства, насаждения шелковицы незаменимы для озеленения городов и населенных пунктов в условиях жаркого и сухого климата. Исследованиями Н. Д. Барахтина (1949) установлено, что шелковица имеет самый низкий транспирационный коэффициент при высокой энергии роста листьев и побегов. В Таджикистане насаждения шелковицы для промышленных целей занимают большие площади, включающие и территории, прилегающие к алюминиевому заводу. Интересен тот факт, что шелковица белая, произрастающая в зоне действия токсических газов, почти не обнаруживает внешних признаков повреждения. По данным наблюдений 1979—1981 гг., площадь поврежденной части листовой пластинки составила 5—10%. Большинство деревьев совсем не имеет видимых повреждений. Однако биохимический анализ листьев, проведенный в эти же годы, показал значительное накопление фтора их тканями. Исходя из этих особенностей шелковица была выбрана в качестве объекта исследования.

Материал и методика

Материалом для изучения послужили листья *Morus alba*, взятые в середине августа с деревьев, произрастающих непосредственно на территории завода. Контроль взят из Душанбинского ботанического сада с одновозрастных деревьев. Для фиксации срезали 6-й и 7-й листья с побегов текущего года. Фиксацию проводили в утренние часы при 0° сначала 2.5%-ным раствором глутарового альдегида в течение 3 ч, затем после трехкратной промывки буферным раствором следовала постфиксация 2%-ным раствором четырехокиси осмия в течение 2.5 ч. Дегидратацию осуществляли серией спиртов и ацетонов. Зафиксированный материал заливали в смесь аралдитов в соотношении 1 : 1. Полимеризацию проводили при 60 °C в течение 16 ч. Изучали ультраструктуру хлоропластов клеток верхнего ряда полисадной паренхимы. Ультратонкие срезы были получены на ультратомах УМТП-5 и «Reichert», контрастирование осуществляли 2%-ным водным раствором уранилацетата в течение 10 мин и цитратом свинца в течение 15—20 мин. Материал сфотографирован под электронным микроскопом «Tesla» BS 500 и JEM-7A в лаборатории анатомии и морфологии растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Результаты исследования

Контроль. Характерной особенностью клеток хлоренхимы листа шелковицы белой являются высокая степень насыщенности их органеллами и довольно слабая вакуолизация. Физиологическая активность клеток еще достаточно велика, о чем свидетельствует их структурное состояние. Хлоропласты клеток палисадной паренхимы довольно крупные и имеют, как правило, продолговато-эллипсоидальную форму. Все особенности структуры хлоропласта

контрольного образца представлены на микрофотографии (рис. 1 — см. вклейку). Мембраны, ограничивающие хлоропласт, слегка волнистые. Пластидный периферический ретикулум развит слабо и преимущественно в той зоне хлоропласта, которая обращена к плазмалемме. Состояние тилакоидной системы соответствует начальной стадии старения хлоропласта. Число гран довольно большое, но граны невелики по числу тилакоидов, их образующих. Межгранные тилакоиды хорошо развиты, но уже отчетливо видна их волнистость — один из признаков начинающегося старения хлоропластов. Для тилакоидной системы в целом характерно появление первых признаков ее дезорганизации, наблюдается реориентация гран и межгранных тилакоидов в направлении от центра к периферии. Строма электронноплотная, но рибосомы в ней встречаются уже редко. Крахмальные зерна присутствуют по 3—6 на каждом срезе пластиды. Для хлоропластов шелковицы белой характерно наличие довольно крупных, слегка овальных или округлых, всегда светлоокрашенных пластоглобул. Для данной стадии развития хлоропласта, т. е. периода раннего старения, их число не превышает 2—5 на срезе пластиды. Таким образом, хлоропласты хлоренхимы листа шелковицы белой имеют довольно типичную для ранней стадии старения структуру.

Опыт. Изучение препаратов растений с территории завода выявило резкие по сравнению с контролем различия в структурно-функциональном состоянии хлоропластов. Пластиды сильно набухают и приобретают неправильную форму, их оболочка растянута, волнистости мембран почти не видно. Элементы пластидного периферического ретикулума отсутствуют. Отмечено почти полное исчезновение крахмальных зерен. Тилакоидная система, как правило, оказывается оттесненной к периферии пластиды. Число гран сокращается, но количество тилакоидов в гранах сильно возрастает, достигая 20—50 на одну грану. Межгранные тилакоиды сначала подвергаются фрагментации, а затем полностью разрушаются. Что же касается пластоглобул, то их обилие и значительные размеры становятся яркой отличительной особенностью хлоропластов опытных растений (рис. 2 — см. вклейку). Число пластоглобул достигает 10, а иногда 20 на срез хлоропласта. В некоторых случаях отдельные пластоглобулы сильно увеличиваются в размерах, ограничивающая их мембрана истончается, наступает дефицит мембраны, что приводит к ее разрывам; содержимое пластоглобул выходит в цитоплазму клетки. Таким образом, листья шелковицы белой опытных растений имеют хлоропласты с отчетливо выраженными ультраструктурными изменениями.

Обсуждение результатов

Период старения листа для изучения ультраструктурных изменений в хлоропластах выбран нами не случайно. Хорошо известно, что именно в критические фазы жизни живого организма наиболее отчетливо выявляются структурно-функциональные отклонения от нормы под воздействием самых разнообразных повреждающих факторов. Представляет несомненный интерес сравнить структурные изменения, происходящие в хлоропластах под влиянием комплекса токсических газов в естественных условиях, с теми изменениями, которые имеют место в результате действия токсических газов и других повреждающих агентов в условиях эксперимента, а также с изменениями, происходящими в ходе естественного старения. Последовательность ультраструктурных и физиологических преобразований в стареющей растительной клетке достаточно подробно представлена в работах R. Barton (1966), H. Lichtenthaler (1968), Ю. В. Гамалея и Г. В. Куликова (1977), J. Harris и V. Schaefer (1981) и других авторов. Особое внимание исследователи обращают на ультраструктурные изменения в хлоропластах, сущность которых наиболее полно показана в исследованиях Ю. В. Гамалея и Г. В. Куликова (1978). Анализируя наши данные, мы не обнаружили полного сходства в структурных преобразованиях естественно стареющих хлоропластов с теми изменениями, которые выявлены при старении хлоропластов в условиях алюминиевого завода. В хлоропластах листьев опытных растений отмечены резкое увеличение толщины гран, интенсивное накопление большого количества крупных пластоглобул, редукция

периферического ретикулума. Явление фрагментации и последующего разрушения межгранных тилакоидов, которые мы наблюдали, нельзя считать специфичным, так как подобные ультраструктурные картины отмечены многими исследователями, изучающими процессы как естественного, так и патологического старения. Известно, что важную роль в структурной организации мембранной системы хлоропластов имеют пигментно-белковые комплексы фотосистемы I и фотосистемы II, которые функционируют в гранах (ФС II) и межгранных тилакоидах (ФС I, ФС II), поэтому можно предположить, что разрушение под влиянием токсических газов в первую очередь межгранных тилакоидов приводит к падению активности ФС I. W. Hurkman (1979) проследил последовательность ультраструктурных изменений в хлоропластах листьев пшеницы в ходе естественного и искусственно вызванного (путем отделения от опытного растения) старения. Он сделал вывод, что процессы деградации в хлоропластах естественно стареющего листа происходят значительно медленнее, чем в условиях искусственного старения. Такое различие в скорости протекания процессов деградации автор объясняет более ранними изменениями в проницаемости мембраны хлоропласта и отсутствием необходимых для процесса естественного старения энзимов. Поскольку ограничивающие хлоропласт мембраны в условиях действия токсических газов страдают, вероятно, прежде всего, то характер наблюдаемых нами явлений можно в какой-то степени объяснить теми же причинами.

При сравнении наших данных с данными других исследователей, полученными при изучении структуры хлоропластов, подвергнутых воздействию различных токсических газов, выявлены некоторые различия. Так, например, G. Masuch с соавторами (1973), анализируя ультраструктуру хлоропластов шпината, обнаружили, что при продолжительном воздействии низких концентраций хлористого водорода возрастает число гран, но размер их остается постоянным. По наблюдениям Р. Гудериана (1979), при хроническом воздействии сернистого газа происходит грануляция матрикса стромы хлоропластов опытных растений. Число же и размеры пластоглобул не подвергаются изменениям. В наших исследованиях мы наблюдали противоположное явление. Следует отметить, что почти во всех работах, касающихся структурных изменений хлоропластов в ходе естественного или патологического старения, отмечается увеличение числа и размеров пластоглобул. Исследованиями Силаевой (1978) было показано, что возрастание числа пластоглобул может быть связано с функциональным состоянием самого хлоропласта, зависящим от условий окружающей среды. По нашим наблюдениям, процесс образования пластоглобул в строме хлоропластов листьев шелковицы белой протекает исключительно интенсивно и характеризуется чрезмерно высоким их накоплением. Так как хлоропласты могут быть местами возможной аккумуляции фтора в клетке, то вполне допустимо предположить, что именно в пластоглобулах осуществляется непосредственная локализация токсических фтористых соединений.

Анализируя микрофотографии, сделанные с препаратов опытных образцов, мы обратили внимание на почти полное отсутствие крахмальных зерен. Объяснить это явление можно с двух позиций: во-первых, разрушение межгранных тилакоидов ведет к частичному нарушению процесса фотофосфорилирования, а это в свою очередь приводит к угнетению синтеза крахмала; во-вторых, можно предположить, что под влиянием повреждающих факторов происходит изменение углеводного обмена, характеризующееся перераспределением пластических веществ в сторону растворимых.

Таким образом, в условиях постоянного воздействия промышленных токсических газов с преобладающим влиянием фтористого водорода в хлоропластах хлоренхимы листа шелковицы белой активно протекают процессы ускоренного патологического старения.

В заключение автор считает своим долгом поблагодарить М. Ф. Данилову и В.В. Мельникову за ценные советы при подготовке статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Авцын А. П., Шахматов В. А. Ультраструктурные основы патологии клетки. М.: Медицина, 1979. 316 с. — *Барахтин Н. Д.* Шелковице — видное место в полезащитном лесоразведении. — Лесн. хоз-во, 1949, т. 11, с. 59—64. — *Гамалей Ю. В., Куликов Г. В.* Возрастные изменения клеток мезофилла у листопадных и вечнозеленых растений. — Цитология, 1977, т. 19 , № 1, с. 15—20. — *Гамалей Ю. В., Куликов Г. В.* Развитие хлоренхимы листа. Л.: Наука, 1978. 192 с. — *Гудериан Р.* Загрязнение воздушной среды. М.: Мир, 1979. 200 с. — *Илькун Г. М.* Загрязнители атмосферы и растения. Киев: Наук. думка., 1978. 246 с. — *Колмакова В. П.* Оценка физиологического состояния ассимиляционного аппарата древесных растений. — В кн.: Всес. совещ. по вопросам адаптации древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск: Карелия, 1981, с. 60—62. — *Силаева А. М.* Структура хлоропластов и факторы среды. Киев: Наук. думка, 1978. 204 с. — *Barton R.* Fine structure of mesophyll cells in senescing leaves of *Phaseolus*. — Planta, 1966, vol. 71, N 4, p. 314—325. — *Chang C. W., Thompson C. R.* Site of fluoride accumulation in navel orange leaves. — Plant Physiol., 1966, vol. 41, N 2, p. 211—213. — *Harris J. B., Schaefer V. G.* Some correlated events in aging leaf tissues of tree tomato and tobacco. — Bot. Gaz., 1981, vol. 142, N 1, p. 43—54. — *Heath R. L.* Initial events in injury to plants by air pollutants. — An. Rev. Plant Physiol., 1980, vol. 31, p. 395—431. — *Hurkman W. I.* Ultrastructural changes of chloroplasts in attached and detached, aging primary wheat leaves. — Amer. J. Bot., 1979, vol. 66, N 1, p. 64—70. — *Lichtenthaler H. K.* Plastoglobuli and fine structure of plastids. — Endeavour, 1968, vol. 27, N 102, p. 144—149. — *Masuch G., Guderian R., Weinert H.* Wirkung von Chlorwasserstoff auf die Ultrastruktur der Chloroplasten von *Spinacia oleracea* L. — Proc. 3 Intern. Clean Air Congr., Düsseldorf, 1973, p. 160—163. — *Wei L., Miller G. W.* Effect of HF on the fine structure of mesophyll cells from *Glycine max.* Merr. Fluoride, 1972, vol. 5, N 2, p. 67—72.

Институт ботаники АН ТаджССР,
Душанбе.

Получено 4 IV 1983

УДК 631.547.1 : 581.48 : 582.675.3

Бот. журн., т. 69, № 7

М. Г. Николаева, Х. А. Алексеева

БИОЛОГИЯ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН ВИДОВ РОДА *BERBERIS* (*BERBERIDACEAE*)

M. G. NIKOLAEVA, H. A. ALEKSEEVA. BIOLOGY OF SEED GERMINATION IN THE SPECIES OF THE GENUS *BERBERIS* (*BERBERIDACEAE*)

Изучали влияние температурных условий и покровов зародыша на прорастание семян 9 видов рода *Berberis*. Семена *B. vulgaris*, *B. thunbergii*, *B. canadensis* имеют очень неглубокий покой и наиболее успешно прорастают в тепле. У семян *B. bretschneideri* и *B. vulgaris* f. *atropurpurea* покой несколько глубже. У всех этих видов барбариса он связан только со свойствами семенной кожуры. Еще более глубокий покой семян остальных 4 видов вызывается не только свойствами кожуры, но и состоянием зародыша. Прорастание семян *B. circumserrata* и *B. hybrida* стимулирует холод. Семена *B. oblonga* и *B. amurensis* в тепле прорастать не способны. Лучшими условиями нарушения их покоя является стратификация сначала в тепле, а затем на холоде. Обработка гибберелловой кислотой не действует на интактные семена всех исследованных видов, так как раствор не проникает через кожуру. Однако у трех видов барбариса этот гормон стимулирует прорастание в тепле семян, освобожденных от кожуры.

Большой интерес представляет вопрос о том, в какой мере физиологические особенности растений отражают их видовую специфику, происхождение, условия формирования и современного распространения вида. Одним из наиболее перспективных направлений исследования является анализ биологических особенностей прорастания семян, и в первую очередь наличие покоя, его характер и глубина. У подавляющего большинства цветковых растений размножение происходит семенным путем, поэтому сохранение и распространение вида зависят прежде всего от возможности формирования полноценных семян, их способности переживать неблагоприятные погодные периоды и прорастать в естественных условиях. Анализ зависимости особенностей семян от истории формирования вида, географии и экологии может явиться ценным материалом и для выявления внутривидовых связей.

Попытки обнаружить общие закономерности биологии прорастания семян у разных видов в пределах семейства не дают обнадеживающих результатов.

Более отчетливо они проявляются в пределах рода. Исследование биологии прорастания семян разных видов проведено у родов *Euonymus*, *Acer*, *Fraxinus* и некоторых других (Николаева, 1967). Среди довольно многочисленных видов родов *Acer* и *Euonymus* удалось выявить черты филогенетических и географических связей. В пределах гораздо более компактного рода *Fraxinus* отчетливо наметились 5 групп видов с различными типами покоя семян (Николаева, 1958).

Выявление филогенетических и географических особенностей биологии прорастания семян у видов рода *Berberis* представляет большие трудности. Это очень древний род, который появился в меловом, а значительное распространение получил в третичном периоде. Род *Berberis* насчитывает несколько сот видов, которые объединяются в несколько секций, разделяемых на подсекции (Schneider, 1906; Слизик, 1964, и др.). Установить точное число видов трудно из-за подверженности их межвидовой гибридизации и наличия вследствие этого, а возможно, и других причин большого разнообразия форм. Древность рода и легкость появления новых форм затрудняют анализ истории видов этого рода и их внутриродовых связей.

Виды рода *Berberis* обитают в самых разных регионах земного шара. Наибольшее видовое разнообразие отмечено в горных районах Центральной Азии и Южной и Центральной Америки. Виды барбариса растут также в Восточной Азии, Средиземноморье, Европе и на Кавказе, южных районах Северной Америки. В подавляющем большинстве растения барбариса являются мезофитами или ксеромезофитами, произрастают главным образом в горных районах, чаще всего недалеко от воды. Горные условия оказывают специфическое влияние на их биологию, что еще более затрудняет выявление внутривидовых и географических особенностей прорастания семян. Декоративные, лекарственные и пищевые свойства барбарисов делают их предметом интенсивной интродукции (Воробьев, 1968, и др.), вследствие чего области современного обитания многих видов вышли далеко за пределы их естественных ареалов.

Биология прорастания семян видов барбариса исследована очень мало. Некоторые самые общие сведения об условиях нарушения покоя семян 18 видов барбариса дает Г. Е. Мисник (1949) и 7 видов — Р. Rudolf (1974). Эти авторы указывают на необходимость осеннего посева семян или их длительной холодной стратификации. Наиболее подробно изучено строение и условия прорастания семян *B. vulgaris* f. *atropurpurea* (Николаева, 1951).

Мы исследовали биологию прорастания 9 видов барбариса. Всю работу проводили с семенами, собранными с растений, интродуцированных большей частью далеко за пределы их ареалов. Цель опытов — установить оптимальные температурные режимы прорастания семян, возможность ускорения прорастания с помощью стимуляторов, а также выявить роль различных элементов семени в торможении прорастания.

Семя барбариса состоит из прямого крупного зародыша, составляющего 70—90% длины семени и окруженного эндоспермом. Семенная кожура плотная, темноокрашенная, образована несколькими слоями клеток разного типа: наружная и внутренняя эпидерма наружного интегумента, паренхима наружного интегумента, включающая в себя слой палисадных клеток, наружная и внутренняя эпидерма внутреннего интегумента, паренхима внутреннего интегумента, клетки нуцеллуса (Corner, 1976). У набухших семян внешняя темноокрашенная и значительно более плотная часть семенной кожуры, состоящая в основном из клеток наружного интегумента, легко отслаивается. Внутренняя часть кожуры представляет собой тонкую светло-коричневую пленку, заключающую в себе главным образом слои клеток внутреннего интегумента. Она также легко удаляется, обнажая эндосперм.

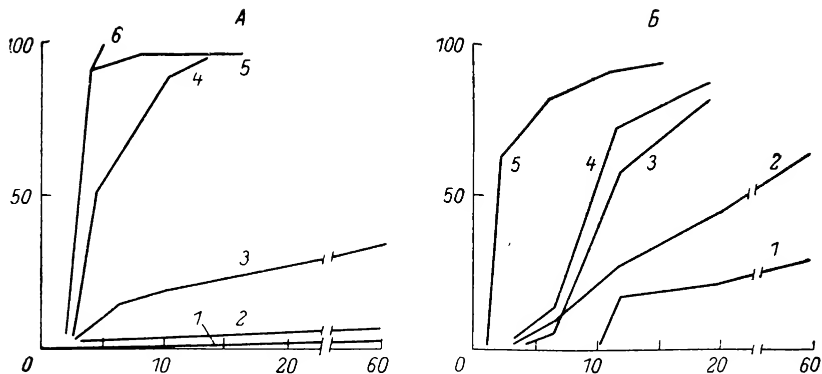
В табл. 1 представлены результаты проращивания интактных семян при разных температурах. В опытах испытывали большей частью семена, свежесобранные и хранившиеся сухими в течение 1—2 месяцев. Из табл. 1 видно, что семена *B. vulgaris* L., *B. thunbergii* DC., *B. canadensis* Mill. дают высокий процент прорастания в широком диапазоне температур — от 0 до 25°. Их прорастание проходит наиболее энергично в тепле, при 20—25°. Чем ниже температура, тем позже они начинают прорастать и тем более растянут период прорастания.

ТАБЛИЦА 1

Прорастание семян видов *Berberis* в зависимости от температуры и действия гибберелловой кислоты ($ГК_3$)

Вид	Обработка $ГК_3$	Прорастание при температуре, °C								
		20—25			9—10			0—3		
		сутки до прорастания		конечный процент	сутки до прорастания		конечный процент	сутки до прорастания		конечный процент
		50%	конечного		50%	конечного		50%	конечного	
Berberis vulgaris, 1-й образец	—	20	40	86	80	130	73	120	242	96
	+	24	40	86	90	130	66	—	—	—
2-й образец	—	0	90	33	—	—	—	235	244	56
B. thunbergii	—	23	90	80	33	90	91	95	167	90
	+	24	90	70	30	110	87	—	—	—
B. canadensis	—	72	125	63	72	185	91	98	180	90
	+	75	125	56	80	225	87	—	—	—
B. bretschneideri	—	0	160	32	0	240	34	240	240	50
	+	0	100	15	0	240	30	—	—	—
B. vulgaris f. *atropurpurea*	—	130	160	54	0	160	16	0	160	8
	+	80	240	85	0	160	20	—	—	—
B. circumserrata	—	0	90	20	34	90	84	65	90	73
	+	0	90	10	35	90	73	—	—	—
B. hybrida	—	0	90	16	65	90	60	100	170	68
	+	0	90	20	58	90	55	—	—	—
B. oblonga, свежесобранные	—	0	0	0	0	320	6	160	320	52
То же, после 1 года влажного хранения при 9—10°	—	—	—	—	—	—	—	115	250	100
B. amurensis, свежесобранные	—	0	0	0	0	320	11	0	320	26
	+	0	0	0	0	320	8	—	—	—
То же, после 1 года сухого хранения	—	—	—	—	—	—	—	265	310	63
То же, после 1 года влажного хранения при 9—10°	—	—	—	—	—	—	—	165	310	94
То же, после 1 года влажного хранения при 20°	—	—	—	—	—	—	—	195	310	72

Особенно ярко эта закономерность проявляется у *B. vulgaris* и *B. thunbergii*. У семян *B. canadensis* процесс прорастания при всех испытанных температурах начинается значительно позже и идет довольно вяло. Следует отметить, что семена двух образцов *B. vulgaris*, собранных в разных районах г. Ленинграда, резко различались по всхожести. Прорастание интактных семян *B. bretschneideri* Rehd. происходило очень медленно при всех температурных режимах, и их всхожесть была низкой. Семена *B. vulgaris* f. *atropurpurea* Regel при 20—25° давали довольно высокую всхожесть, хотя энергия прорастания их была также низкой. На холоде семена этой формы давали лишь единичные всходы. У остальных исследованных видов при повышенной температуре семена прорастали очень плохо (*B. circumserrata* Schneid., *B. hybrida*), или не прорастали совсем (*B. oblonga* (Regel) Schneid., *B. amurensis* Rupr.). Выдерживание семян первых двух видов при 0—3° (а лучше при 9—10°) в течение 1—3 месяцев заметно стимулировало прорастание. Семена *B. amurensis* и *B. oblonga* прорастали только на холоде (0—3°), однако в этих условиях прорастание свежесобранных семян длилось около года. Сухое хранение в течение 1 года заметно повысило всхожесть семян и ускорило ход прорастания. Еще более сильное действие на снятие покоя семян *B. oblonga* и *B. amurensis* оказало предварительное выдерживание в условиях стратификации при 9—10 или 20—25°. В наших опытах семена находились при этих температурах в течение 1 года (по некоторым наблюдениям, этот срок может быть сокращен до 5 месяцев). Такие семена после 4—6 месяцев пребывания на холоде имели всхожесть 50, а через 2 года — 90—100%.



Ход прорастания семян *Berberis amurensis* (*А*) и *В. circumserrata* (*Б*) в зависимости от присутствия покровов зародыша.

1 — семена без внешней части кожуры; *2* — то же после обработки $ГК_3$ (500 мг/л); *3* — семена, полностью освобожденные от кожуры; *4* — то же после обработки $ГК_3$; *5* — изолированные зародыши; *6* — то же после обработки $ГК_3$. *На оси абсцисс* — время проращивания при 20—25° (сутки), *на оси ординат* — процент прорастания.

Обработка интактных семян барбарисов в течение 2 суток раствором гибберелловой кислоты ($ГК_3$) в концентрации 500 мг/л только у *B. vulgaris* f. *atropurpurea* заметно ускорила прорастание и повысила всхожесть. Семена *B. circumserrata*, *B. hybrida* и *B. amurensis* при 20—25 и 9—10° обрабатывали также кинетином (50 и 500 мг/л) и последовательно (по 2 сут) $ГК_3$, затем кинетином (50 мг/л), и, наконец, тиомочевиной (1%-ный раствор). Семена *B. amurensis* подвергались этим воздействиям и при 0—3°. Положительный эффект не был получен ни в одном случае.

Опыты по проращиванию семян с частично или полностью удаленной семенной кожурой и изолированных зародышей способствовали выявлению причин покоя. Удаление внешней части кожуры (наружный интегумент) при 20—25° в той или иной мере стимулировало прорастание семян с менее глубоким покоем (*B. canadensis*, *B. vulgaris* f. *atropurpurea*, *B. hybrida*, *B. circumserrata*). Однако у семян *B. amurensis*, которые характеризуются наличием глубокого покоя, удаление только внешней части кожуры не дало эффекта.

Полное удаление семенной кожуры оказывает сильное действие на прорастание семян барбариса (см. рисунок, *А*, *Б*). На рисунке показано также, что обработка семян, лишенных хотя бы внешнего слоя кожуры, раствором $ГК_3$ у двух видов (*B. circumserrata* и *B. amurensis*) значительно стимулирует прорастание. Аналогичные данные получены и для семян *B. oblonga*. В другом опыте обнаружено, что обработка кинетином слабо влияет на прорастание семян этих трех видов барбариса.

Изолированные зародыши барбариса способны к росту в тепле (табл. 2), однако у одних видов рост зародышей шел нормально (раскрывались и зеленели семядоли, трогался в рост гипокотиль и образовывался корень), у других значительный процент зародышей давал ненормальные проростки (отсутствие корня и позеленения семядолей, утолщение гипокотиля).

Проведенные опыты показывают, что кожура семян исследованных видов барбариса непроницаема для растворов стимуляторов, при этом основным препятствием является ее внешний слой. Вместе с тем присутствие семенной кожуры оказывает относительно слабое тормозящее действие на прорастание семян некоторых видов (*B. vulgaris*, *B. thunbergii*, *B. canadensis*). У других видов (*B. bretschneideri*, *B. vulgaris* f. *atropurpurea*) присутствие кожуры определяет наличие неглубокого покоя, что выражается в снижении всхожести семян. Более глубокий покой семян у *B. circumserrata* и *B. hybrida* связан не только со свойствами кожуры, но отчасти и с состоянием зародыша. Выдерживание таких семян на холоде повышает процент прорастания. Семена *B. oblonga* и *B. amurensis* имеют глубокий покой, связанный как с присутствием семенной кожуры, так и с неспособностью к нормальному росту изолированных зародышей. Для нарушения покоя семян этих видов нужна длительная двухэтапная

ТАБЛИЦА 2

Рост изолированных зародышей семян видов рода *Berberis*

Вид	Продолжительность набухания семян при 20° до изоляции зародышей, сут	Проростки, %[1]	
		нормальные	ненормальные
B. vulgaris	8	100	0
B. thunbergii	8	100	0
B. vulgaris f. *atropurpurea*	8	84	16
B. canadensis	8	76	24
B. bretschneideri	8	24	76
B. hybrida	8	40	60
B. oblonga	355 [2]	0	100
B. amurensis	355 [2]	0	100
	9	0	100
	16	0	100

[1] Зародыши проращивали в чашках Петри на свету при температуре 22—25°.
[2] Набухание семян при 9—10°.

стратификация: сначала в тепле при 9—10 или 20—25°, а затем на холоде при 0—3°. Необходимость теплого этапа стратификации позволяет предположить, что в семенах указанных видов зародыши недоразвиты.

Таким образом, среди исследованных нами видов по глубине покоя семян выявляются 4 группы (табл. 3): I — виды, у семян которых покоя нет, или он весьма неглубок и объясняется присутствием кожуры. Лучше всего, хотя довольно медленно (в течение 2—5 месяцев), такие семена прорастают в тепле. Понижение температуры сильно задерживает их прорастание; II — виды с более глубоким покоем семян. Кожура семян, особенно ее внутренняя часть сильно тормозит прорастание; III — виды с еще более глубоким покоем. Интактные семена слабо прорастают при повышенной температуре, выдерживание на холоде заметно стимулирует прорастание. Их покой связан со свойствами кожуры и отчасти — зародыша; IV — виды с глубоким покоем семян. В тепле они не способны прорастать, наилучшими условиями нарушения их покоя является выдерживание сначала в тепле (9—25°), а затем на холоде (0-3°).

Результаты проращивания разных партий семян *B. vulgaris*, наши наблюдения и приведенные в литературе сведения о прорастании семян *B. thunbergii* (Rudolf, 1974) показывают, что характер прорастания семян одного и того же вида во многом зависит от внутривидовых различий, созревания, степени зрелости, условий и длительности хранения семян. Все это сильно затрудняет выявление закономерностей покоя семян в роде *Berberis*, связанных с распространением и происхождением видов.

Имеющиеся данные, сведенные в табл. 3, показывают, что у представителей секции *Berberis* (секция *Vulgaris* по C. K. Schneider), как у распространенных в Западной Европе (*B. vulgaris*, *B. vulgaris* f. *atropurpurea*), так и у *B. thunbergii*, обитающего в Японии, но, по утверждению A. Rehder (1949), очень близкого к *B. vulgaris*, а также у американского представителя этой секции *B. canadensis* покой семян очень неглубок. Rudolf (1974) обнаружил, что практически не имеют периода покоя семена и второго североамериканского вида — *B. fremontii* Torr., относящегося к вечнозеленым барбарисам. Между тем другие виды, принадлежащие к секции *Berberis* и даже к той же подсекции, что и *B. vulgaris*, но произрастающие в Восточной Азии (*B. amurensis*), и близкий к нему эндемичный вид *B. koreana* Palib. (Северная Корея), а также представитель секции *Heterobotrydes* Slizik (секция *Heteropodae* C. K. Schn.) и эндемик гор Средней Азии *B. oblonga* характеризуются глубоким покоем семян. Любопытно и указание Rudolf, что южно-американские и тропические центрально-американские виды, относящиеся к вечнозеленым барбарисам (*B. aquifolium* Pursh, *B. nevinii* Gray, *B. repens* Lindl.), также продуцируют покоящиеся се-

ТАБЛИЦА 3

Биология прорастания семян видов рода *Berberis*

Группы по глубине покоя семян	Вид	Положение внутри рода	Ареал	Происхождение пробы	Тип[1] покоя (Николаева, 1967)	Температура прорастания интактных семян, °С		Прорастание без семенной кожуры при 20—25°[2]			
								вода		ГК$_3$	
						диапазон	оптимальная	без внешней части	без всей кожуры	без внешней части	без всей кожуры
I	*B. vulgaris*	Секция *Berberis*	Средиземноморье, Европа, Кавказ	Ленинград	$А_м$ или $В_1$ (?)	3—25	22—25	—	+	—	—
	B. thunbergii	То же	Япония, Китай	Белая Церковь	»	3—25	22—25	+	+		
	B. canadensis	» »	Северная Америка (южная часть)	То же	»	3—25	22—25	+	+		
II	*B. bretschneideri*	» »	Япония, Восточный Китай	Ленинград	$А_м—В_1$	3—25	22—25	—	+++		
	B. vulgaris f. *atropurpurea*	» »	Европа (садовая форма)	»	$А_м—В_1$	3—25	22—25	+	++		
III	*B. circumserrata*	Серия *Angulosae*	Северо-Западный Китай, Памиро-Алай, Иран	»	$А_м—В_2$	3—10	9—10	+	+++	++	+++
	B. hybrida			»	$А_м—В_2$	3—10	9—10	+	++		
IV	*B. oblonga*	Секция *Heteropodae* Серия *Pseudoumbellatae*	Западный Тянь-Шань	»	$А_м$—Б (?) —$В_3$	—	22—25, затем 0—3			+++	+++
	B. amurensis	Секция *Berberis*	Приморье, Маньчжурия	»	$А_м$—Б (?) —$В_3$	—	22—25, затем 0—3	+	++	++	+++

[1] $А_м$ — механический, Б — морфологический, $В_{1-3}$ — физиологический разной глубины.
[2] — нет прорастания, + — слабое, ++ — хорошее, +++ — полное прорастание.

мена, для прорастания которых необходима трехмесячная холодная стратификация. Объяснением этому может явиться то обстоятельство, что все они обитают в горных областях.

ЛИТЕРАТУРА

Деревья и кустарники СССР/Под. ред. С. Я. Соколова. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. т. 3. 872 с. — *Воробьев Д. П.* Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока, Л.: Наука, 1968. 277 с. — *Мисник Г. Е.* Производственная характеристика семян деревьев и кустарников городских насаждений. М.; Л.: Изд-во Мин. ком. хоз-ва РСФСР, 1949. 206 с. — *Николаева М. Г.* О причинах покоя семян клена ясеневидного, ясеня опушенного и барбариса пурпурного. — Тр. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, 1951, сер. 4, вып. 8, с. 234—256. — *Николаева М. Г.* Биология прорастания семян ясеня (*Fraxinus*) в связи с систематическим положением и распространением его видов. — Бот. журн., 1958, т. 43, № 5, с. 679—683. — *Николаева М. Г.* Физиология глубокого покоя семян. Л.: Наука, 1967. 206 с. — *Слизик Л. Н.* Критический обзор барбарисов СССР и близкородственных зарубежных видов: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1964. 20 с. — *Conner E. J. H. Berberidaceae.* — In: The seeds of dicotyledons. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1976, vol. I₁, p. 23—25. — *Rehder A.* Manual of cultivated trees and shrubs. N. Y.: Macmillan comp., 1949. 996 p. — *Rudolf P. O. Berberis* L. — In: Seeds of woody plants in the United States. Washington: Forest Service, 1974, p. 247—251. — *Schneider C. K.* Illustriertes Handbouch der Laubholzkunde. Jena: Gustav Fischer, 1906, Bd 1. 810 S.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 15 II 1983.

УДК 581.524.44 : 582.572.2 Бот. журн., т. 69, № 7

В. И. Комендар, В. Ю. Мандрик, С. С. Фесенко

О ЖИЗНЕННОМ ЦИКЛЕ И ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *COLCHICUM AUTUMNALE* (*LILIACEAE*) В ЗАКАРПАТЬЕ

V. I. KOMENDAR, V. YU. MANDRIK, S. S. FESENKO. ON THE LIFE CYCLE AND AGE COMPOSITION OF *COLCHICUM AUTUMNALE* (*LILIACEAE*) IN ZAKARPATYE

Рассматриваются жизненный цикл, структура популяций *Colchicum autumnale* в Закарпатской обл. Приведены данные об эколого-фитоценотической приуроченности вида, ритме его сезонного развития в разных поясах Украинских Карпат. Результаты исследования позволяют с достаточной достоверностью оценить степень угрозы исчезновения этого ценного ботанического объекта на данной территории.

Одним из интересных по своей биологии видов флоры Закарпатья является безвременник осенний *Colchicum autumnale* L. — клубнелуковичный гистерантный эфемероид. Он является известным алколоидоносным, лекарственным (Машковский, 1960; «Атлас лекарственных растений», 1962; Комендар, 1971; Гаммерман, Гром, 1976), перспективным декоративным растением (Харкевич, 1956, 1957; «Декоративные многолетники», 1960; Артюшенко, 1963; Антонюк и др., 1977; Шорина, 1977), хорошим медоносом (Шеметков, Клименкова, 1964; Глухов, 1974).

Количество безвременника осеннего в Закарпатье с каждым годом уменьшается. На сегодняшний день многие местонахождения этого растения, указанные исследователями 40—50-х гг. (Артемчук, 1950; Харкевич, 1950; Игошина, 1955; цит. по: Харкевич, 1956, 1957; данные картотеки кафедры ботаники Ужгородского государственного университета), уже не существуют. Возникла угроза его полного уничтожения (Чопик, 1970, 1978; Комендар, 1971).

Безвременник осенний занесен в «Красную книгу, Дикорастущие виды. . .» (1975) как исчезающий вид.

Все это побудило нас заняться изучением биологии этого вида. Мы ставили своей задачей исследование его жизненного цикла и возрастной структуры популяций. Эти и некоторые другие характеристики позволяют получить ин-

формацию, необходимую для определения степени жизнеспособности локальных популяций в зависимости от совокупного влияния разнообразных природных факторов, дают возможность установить истинную степень опасности исчезновения данного вида в Украинских Карпатах, дать более или менее длительный прогноз его существования в конкретных ненарушаемых условиях и научно обоснованные рекомендации по охране.

Мы исследовали выборки из популяций безвременника осеннего с равнины, из предгорного и горного поясов Украинских Карпат путем однократных учетов численности и возрастной структуры ценопопуляций, фиксации побегов, маркировки отдельных особей и учетов на постоянных площадках. Отдельные особи выращивали и наблюдали в культуре в г. Ужгороде.

Наблюдения проводили в типичных для вида местообитаниях: на влажных лугах, лесных полянах с господством *Agropyron repens* (L.) P. B., *Festuca rubra* L., *Centaurea jacea* L., *Colchicum autumnale*, *Ranunculus polyanthemos* L. Следует отметить довольно широкий вертикальный диапазон распространения этого вида — от 105 (г. Чоп) до 800 (пос. Ясиня) м над ур. м. Растение светолюбиво, предпочитает рыхлые, хорошо дренируемые, богатые гумусом почвы. Выпас скота способствует разрастанию безвременника осеннего, так как ведет к разрушению дерна и разреживанию травостоя, что улучшает условия его роста. Кроме того, скот его не поедает, что также дает возможность растению разрастаться.

Жизненный цикл безвременника осеннего не изучен в отличие от других видов этого рода — безвременников великолепного *C. speciosum* Stev. и блестящего *C. liparochiadys* G. Wor., встречающихся в Закавказье и Абхазии (Альпер, 1960; Шорина, 1961, 1964, 1967).

Вегетация безвременника осеннего начинается в конце февраля—начале марта, формирование побега с листьями и плодами — в середине апреля. Семена созревают в конце мая—начале июня. В июне отмирают надземная часть стебля и листья. С середины июня и до середины августа растение находится в состоянии летнего покоя. Одновременно с окончанием плодоношения оформляется новая, замещающая клубнелуковица. Материнская клубнелуковица постепенно сморщивается, уменьшается в размерах и превращается в пленчатый придаток на теле нового растения. К августу формируются генеративные органы в почках возобновления. Цветение начинается во второй половине августа, массовое же цветение наблюдается во второй половине сентября и заканчивается в конце октября. Оплодотворенная завязь зимует в почве вместе с клубнелуковицей и зачатками листьев. С поднятием местности от 100 до 800 м над ур. м. начало фенофаз отстает на 10—12 дней. Продолжительность фаз сезонного развития популяций *C. autumnale*: весенняя вегетация — 3.5—4, летний покой — 2, цветение — 2—2.5, зимний подземный период — 4 месяца.

Безвременнику осеннему свойственны симподиальное нарастание и ежегодная смена клубнелуковиц, т. е. он принадлежит к группе вегетативных малолетников. Годичный побег этого растения представляет собой самостоятельный индивидум, так как проходит в своем развитии все фазы малого жизненного цикла: внутрипочечную, которая длится около года, подземного и надземного побега (11—13 мес.) и материнской клубнелуковицы (9—11 мес.). Следовательно, длительность полного онтогенеза годичных побегов у генеративных особей безвременника осеннего равна 2—3 годам.

Анализ разновозрастных особей популяции дает возможность разделить жизненный цикл безвременника осеннего на ряд возрастных состояний, характеризующих тот или иной этап онтогенеза. Выделение возрастных групп проводили по классификации О. В. Смирновой с соавторами (1976), разработанной на основе общепринятой схемы Т. А. Работнова (1950). Главными возрастными признаками мы считали число ассимилирующих листьев, семенное или вегетативное происхождение особей, способность к цветению, вегетативному размножению и некоторые другие качественные и количественные признаки.

П е р и о д   п е р в и ч н о г о   п о к о я — покоящиеся семена, темно-коричневые, точечные, почти шаровидные, около 2—4 мм в диам.; созревают в июне, более чем через 7 месяцев после цветения.

П р е г е н е р а т и в н ы й п е р и о д включает развитие особей от проростка до взрослого вегетативного состояния. По степени сформированности вегетативных органов выделяется несколько возрастных групп.

П р о р о с т к и. Прорастание семян подземное осеннее с продолжительностью прорастания около 1.5 недели. Развивается главный корень до 2 см дл., растущий в вертикальном направлении вниз. Гипокотиль развит плохо. Семядоля дифференцирована на влагалище, связник и гаусторию, погруженную в эндосперм семени.

Ю в е н и л ь н ы е р а с т е н и я — особи семенного происхождения с одним-двумя зелеными листьями. Первый зеленый лист трубковидный, в пазухе которого находится почка возобновления. Ко времени окончания весенней вегетации образуется небольшая клубнелуковица с отчетливо видным зубоподобным отростком — шпорой, которая является биологическим механизмом, обеспечивающим погружение почек возобновления в почву. Пластинка ассимилирующего листа сеянца второго года жизни становится плоской, основной жилки еще нет. У сеянцев 3—5-летнего возраста главная жилка выражена хорошо, пластинка листа становится продолговато-линейной. Образуется до 10 придаточных корней. Появляются специализированные корни (типа контрактильных). Для клубнелуковицы характерны тонкие кроющие чешуи со слабым блеском. Происходит образование второго листа. Растения находятся в этом состоянии 6—7 лет.

И м м а т у р н ы е р а с т е н и я имеют 3 зеленых широкопродолговатых листа с волнистыми краями. Клубнелуковица с крупной шпорой. Происходит дальнейшее увеличение числа придаточных корней, причем растущих не только вниз, но и горизонтально, и вертикально вверх. Это возрастное состояние длится 3—4 года.

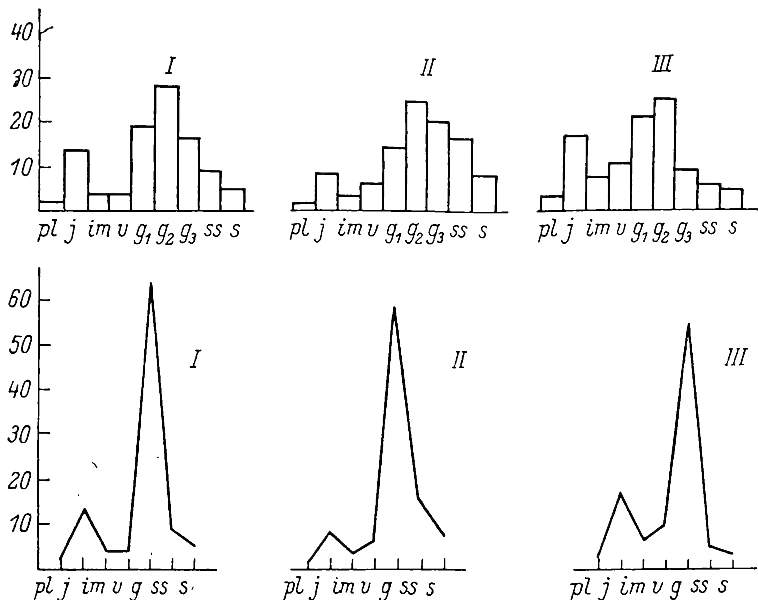
В и р г и н и л ь н ы е р а с т е н и я (особи семенного и вегетативного происхождения) — это взрослые растения, находящиеся в вегетативном состоянии. Число листьев — 4. Их формы типичны для взрослых растений — широкопродолговатые с волнистыми краями, продольно-складчатые. Происходит уплощение клубнелуковицы в дорсивентральном направлении. Усиливается рост корней горизонтально и вертикально вверх. Длительность виргинильного состояния — около 4 лет.

Г е н е р а т и в н ы й п е р и о д — цветущие и плодоносящие особи семенного и вегетативного происхождения. Зеленых листьев 5 (4), широкие, гофрированные, волнистые по краям. Клубнелуковицы продолговатые, с одной стороны выпуклые, с другой — почти плоские, до 6 см. Шпора отсутствует. Специализированных корней нет. В зависимости от размеров плодоношения и способности к вегетативному размножению в этом периоде можно выделить несколько возрастных групп.

М о л о д ы е г е н е р а т и в н ы е р а с т е н и я — в этом состоянии впервые зацветают. Клубнелуковица мало чем отличается от таковой у виргинильных растений (есть и шпора, правда, очень небольшая). Обычно развивается только 1 цветок. Плоды не завязываются или образуется только 1 плохо развитый плод. Вегетативно не размножаются. Продолжительность пребывания растений в этом возрастном состоянии — 3 года. По O. Kirchner (1934) (цит. по: Шорина, 1967), безвременник осенний зацветает на 20-м, по И. Г. Серебрякову (1952), — на 25-м, по нашим данным, — на 17—21-м году жизни. В культуре растение цветет на 6—7-м году после посева (Артюшенко, 1963).

С р е д н е в о з р а с т н ы е г е н е р а т и в н ы е р а с т е н и я максимально увеличивают семенную продуктивность. Цветков обычно 2—3, плодов — 2. Некоторые экземпляры размножаются вегетативно. Клубнелуковицы обычно имеют 2 почки возобновления. Если в рост трогается только 1 почка, происходит ежегодное возобновление растений, если обе, осуществляется вегетативное размножение, формируются 2 дочерние особи — вегетативная и генеративная.

С т а р ы е г е н е р а т и в н ы е р а с т е н и я: зеленых листьев — 5, клубнелуковица сильно уплощена, без шпоры, находится на наибольшей глубине залегания. Число цветоносов снижается, обычно формируется 2 цветка. Уменьшается семенная продуктивность, характерно вегетативное размножение, в ходе которого образуются клоны-гнезда с 25—32 клубнелуковицами.



Возрастные спектры ценопопуляций *Colchicum autumnale.*

По оси абсцисс — возрастные состояния: *pl* — проростки, *j* — ювенильные растения, *im* — имматурные, *v* — виргинильные, g_1 — молодые генеративные, g_2 — средневозрастные генеративные, g_3 — старые генеративные, *ss* — субсенильные, *s* — сенильные; *по оси ординат* — число особей, процент от общего количества. *I* — Чоп, *II* — Ставное, *III* — Нижние Ворота.

Постгенеративный период — прекращение ежегодного увеличения клубнелуковиц, уменьшение размеров дочерних клубнелуковиц; отсутствие способности цветения и вегетативного размножения; зеленых листьев 2—3 (4), иногда этиолированы, быстрое отмирание надземных частей побегов.

Выделяются 2 возрастные группы.

Субсенильные растения. Зеленых листьев 3 (4), продолговато-овальные, нет ярко выраженной складчатости и волнистости края. Дочерние клубнелуковицы немного меньше материнских. Иногда развиваются абортивные цветки, не раскрывающиеся и не доходящие до плодоношения.

Сенильные растения. Зеленых листьев 2 (3), часто этиолированы. Дочерние клубнелуковицы намного меньше материнских. Характерны загнивание и грибковые заболевания клубнелуковиц. Процессы отмирания, начавшиеся в предыдущем возрастном состоянии, усиливаются, постепенно становятся преобладающими.

Возрастной состав популяций представлен диаграммой возрастного спектра (см. рисунок).

Нахождение в популяции проростков свидетельствует о нормальном семенном возобновлении. Их небольшое число, по-видимому, результат малой продолжительности этого возрастного состояния, кроме того, семена прорастают неодновременно. Большое число ювенильных растений объясняется большой длительностью ювенильного возрастного состояния. При переходе от ювенильного к имматурному периоду происходит спад численности за счет быстрого темпа развития особей от ювенильных через имматурные и виргинильные к молодым генеративным. Наиболее многочисленны во всех популяциях средневозрастные генеративные особи, что говорит об их зрелости. В первой и третьей популяциях наименьший процент среди генеративных растений приходится на старые генеративные особи, во второй же — на молодые генеративные.

По классификации А. А. Уранова и О. В. Смирновой (1969), первая и третья популяции относятся к классу молодых нормальных популяций, а вторая — к классу стареющих нормальных популяций.

Общее число генеративных особей в трех популяциях соответственно 63, 58 и 54%, на основании чего можно судить об обеспеченности нормального

семенного возобновления. Согласно И. М. Ермаковой (1976), возрастной состав популяции является одной из главных характеристик, определяющих жизненность ценопопуляции.

Приведенные результаты изучения жизненного цикла и возрастного состава популяций безвременника осеннего свидетельствуют о том, что растение полностью проходит жизненный цикл и имеет нормальную возрастную структуру популяций, на что указывают наличие всех возрастных состояний и большое количество генеративных особей во всех изученных популяциях. Следовательно, можно говорить о достаточно высокой жизненности популяций безвременника осеннего в тех экологических нишах, где они исторически закрепились. Однако строгая привязанность вида к узким эколого-фитоценотическим условиям свидетельствует о невозможности его сохранения в Закарпатье без охраны местообитаний.

ЛИТЕРАТУРА

Альпер В. Н. Биология безвременника блестящего и его использование в культуре.— Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1960, вып. 37, с. 80—84. — *Антонюк Н. Е., Бородіна Р. М., Стопкань В. В., Скворцова Л. С.* Декоративні рослини природноі флори Украінк. Киев: Наук. думка, 1977. 224 с. — *Артемчук И. В.* О распространении безвременника в Советской Буковине. — Учен. зап. Черновиц. гос. ун-та, сер. биол. наук, 1950, т. 7, вып. 2, с. 117—140. — *Артюшенко З. Т.* Луковичные и клубнелуковичные растения для открытого грунта. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 62 с. — *Атлас* лекарственных растений. М.: Медгиз, 1962. 704 с. — *Гаммерман А. Ф., Гром И. И.* Дикорастущие лекарственные растения СССР. М.: Медицина, 1976. 286 с. — *Глухов М. М.* Медоносные растения. М.: Колос, 1974. 304 с. — *Декоративные* многолетники. Краткие итоги интродукции в Главном ботаническом саду АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 334 с. — *Ермакова И. М.* Жизненность ценопопуляций и методы ее определения. — В кн.: Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976, с. 92—105. — *Комендар В. І.* Лікарські рослини Карпат. Ужгород: Карпати, 1971. 248 с. — *Красная* книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л.: Наука, 1975. 204 с. — *Машковский М. Д.* Лекарственные средства, т. 1. М.: Медицина, 1960. 624 с. — *Работнов Т. А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 1950, вып. 6, с. 14—44. — *Серебряков И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 290 с. — *Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А., Фалинов Л. Д.* Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф. — В кн.: Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976, с. 14—44. — *Уранов А. А., Смирнова О. В.* Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. Бюл. МОИП, отд. биол., 1969, т. 74, вып. 1, с. 119—134. — *Харкевич С. С.* Пізньоцвіт осінній (*Colchicum autumnale* L.) в Украінській РСР. — Укр. бот. журн., 1956, т. 13, № 3, с. 64—67. — *Харкевич С. С.* *Colchicum autumnale* L. и возможности введения его в культуру. — Бот. журн., 1957, т. 42, № 1, с. 98—102. — *Чопик В. І.* Рідкісні рослини Украіни. Киев: Наук. думка, 1970. 188 с. — *Чопик В. И.* Редкие и исчезающие растения Украины. Киев: Наук. думка, 1978. 212 с. — *Шеметков М. Ф., Клименкова Е. Т.* Медоносные растения. Минск: Урожай, 1964. 72 с. — *Шорина Н. И.* О формах безвременника великолепного в Западном Закавказье. — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1961, вып. 43, с. 71—78. — *Шорина Н. И.* Жизненный цикл безвременника великолепного (*Colchicum speciosum* Stev.) в условиях субальпийских лугов Западного Закавказья. — Науч. докл. высш. школы, биол. науки, 1964, № 1, с. 113—119. — *Шорина Н. И.* Жизненный цикл безвременника великолепного (*Colchicum speciosum* Stev.) в лесном и субальпийских поясах Западного Закавказья. — В кн.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967, с. 70—99. — *Шорина Н. И.* Колхикум, или Безвременник, — *Colchicum* L. — В кн.: Декоративные травянистые растения, т. 2. Л.: Наука, 1977, с. 40—46.

Ужгородский государственный университет.

Получено 20 VII 1982.

УДК 581.332 : 582.675.3 Бот. журн., т. 69, № 7

Н. Р. Мейер, В. Н. Косенко

УЛЬТРАСТРУКТУРА СПОРОДЕРМЫ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *BERBERIDACEAE* S. L.

N. R. MEYER, V. N. KOSENKO. ULTRASTRUCTURE OF THE SPORODERM IN SOME SPECIES OF THE FAMILY *BERBERIDACEAE* S. L.

Проведено электронно-микроскопическое изучение срезов спородермы основных типов пыльцы, представленных в сем. *Berberidaceae*. Установлено, что наиболее примитивной экзиной обладают пыльцевые зерна родов *Berberis*, *Ranzania* и *Podophyllum*. Эволюционно наиболее продвинутыми по строению спородермы являются роды *Achlys* и *Diphylleia*.

В результате предшествующего изучения палиноморфологии представителей сем. *Berberidaceae* s. l. были выявлены различные типы пыльцевых зерен: 3-бороздные с сетчатой скульптурой (*Leontice* L., *Gymnospermium* Spach, *Caulophyllum* Michx.), 3-бороздные с сетчато-струйчатой скульптурой (*Bongardia* C. A. Mey., *Epimedium* L., *Vancouveria* Morr. et Decne.), 3-бороздные с типичной струйчатой скульптурой (*Achlys* DC., *Jeffersonia* Bart.), 3-бороздные с ямчатой скульптурой (*Nandina* Thunb.), спирально-бороздные, слитно-бороздные и 6-руговые с ямчатой скульптурой (*Berberis* L., *Mahonia* Nutt., *Ranzania* T. Ito), 3-бороздные с бугорчатой скульптурой (*Podophyllum* L.) и, наконец, 3-бороздные и безапертурные пыльцевые зерна с шиповатой скульптурой (*Diphylleia* Michx.) (Roland, 1969; Roland-Heydacker, 1974; Архангельский, Тахтаджян, 1972; Nowicke, Skvarla, 1979, 1981; Косенко, 1980а, б).

Для установления более точного уровня организации морфологических типов пыльцевых зерен и определения их филетических связей внутри семейства потребовалось детальное изучение ультраструктуры спородермы. Одним из авторов (Косенко, 1981) ранее было проведено сравнительно-кариологическое и палиноморфологическое (с использованием светового и сканирующего электронного микроскопов) исследование всех родов сем. *Berberidaceae*.

В настоящей работе с помощью просвечивающего электронного микроскопа изучали структуру оболочки пыльцевых зерен следующих видов: *Achlys triphylla* (Smith) DC. (Flora cascade Mountains, Washington, upper Valley, Nesqually, 3 V 1894, N 164, O. D. Allen), *Podophyllum peltatum* L. (USA, Texas, 5 ml of Livingston, 19 III 1957, N 293, A. Traverse), *Bongardia chrysogonum* (L.)

ТАБЛ

Характеристика и результаты измерений толщины отдельных слоев

Вид	Интина	Эк			
		эндэкзина	эктэк		
			подстилающий слой	стол	
	толщина, структура	толщина, структура	толщина, структура	толщина	дифференциация
Achlys triphylla	0.2, 2-слойная, гранулярная в области апертур	0.1, зернистая	0.3, сплошной, гомогенный	1.4	Четкие
Bongardia chrysogonum	0.5, 2-слойная	0.4, зернисто-гранулярная	0.2, прерывистый, гомогенный, местами гранулярный	0.4	Нечеткие
Berberis dubia	1.2, однослойная, электроннопрозрачная	0.8, зернистая	Не выявляется	0.1	То же
Gymnospermium alberti	0.3, однослойная, иногда мелкозернистая	0.5, псевдоламеллятная	0.3, сплошной, гомогенный	0.6	Четкие
Podophyllum peltatum	1.3, однослойная	0.3, зернистая	0.3, сплошной, гомогенный, местами гранулярный	0.3	Нечеткие

Boiss. (Iran, Sharkurd, 12 IV 1962, N 1388, P. Jarse), *Berberis dubia* Schneid. (Южная Монголия, ущелье Цзосто, 7 V 1908, № 189, С. С. Четыркин), *Gymnospermium alberti* (Regel) Takht. (СССР, ТаджССР, пос. Такоб, берег р. Варзоб, 7 V 1975, № 44, В. Н. Косенко).

Был использован гербарный материал коллекции БИНа (Ленинград). Нераскрытые зрелые пыльники, выделенные из цветков, помещали в 2%-ный раствор глутаральдегида, приготовленный на фосфатном буфере при pH 6.9—7.0 на 6 ч. После промывания в этом же буфере проводили постфиксацию в OsO_4 в течение 12 ч при температуре 3—5 °С. Зафиксированный материал проводили через спирты и ацетон и заливали в эпон.

Препараты исследовали с помощью электронного просвечивающего микроскопа Hitachi-HU-11B-1 в лаборатории электронной микроскопии биологического факультета Московского государственного университета.

Полученные результаты электронно-микроскопического исследования срезов спородермы сведены в табл. 1, а электронные снимки даны на рис. 1 и 2 (см. вклейки).

У всех изученных нами типов спородермы выявлены сходные слои: эктэкзина, эндэкзина, интина и трифина, которые, однако, значительно различаются у разных видов по структуре, толщине и степени их развития.

Наиболее толстая интина обнаружена у пыльцевых зерен представителей родов *Podophyllum* и *Berberis*, причем у *Podophyllum peltatum* этот слой очень близок по толщине к экзине. У остальных видов интина значительно тоньше экзины. Так, в спородерме видов *Bongardia chrysogonum* и *Berberis dubia* интина тоньше экзины примерно в 2 раза, а у пыльцевых зерен *Achlys triphylla* — почти в 9 раз (рис. 1). Интина мелкозернистая, электронно менее плотная, чем эндэкзина, 2-слойная у *Bongardia chrysogonum* на всем протяжении, а у *A. triphylla* выявляется слоистость только в области апертур.

Эндэкзина присутствует в спородерме всех изученных видов, и, как правило, она тоньше эктэкзины. Наиболее существенная разница в толщине эндэкзины и эктэкзины (эктэкзина толще почти в 10 раз) выявлена у пыльцевых зерен *A. triphylla*. Эндэкзина мелкозернистая (у большинства видов) или псевдоламеллятная[1] (*Gymnospermium alberti* — рис. 2, *4*).

Отличительной особенностью спородермы рода *Berberis* является эктэкзина со слабо выраженными столбиками (рис. 1, *2*, *3*).

[1] Термин «псевдоламеллятная» введен Н. Р. Мейер (1977).

ИЦА 1

спородермы (мкм) изученных видов сем. *Berberidaceae* s. l.

зина			Трифина		
зина					
бики		покров			
структура	число на 10 мкм	толщина	электронная плотность	структура	расположение
Простые цилиндрические	20	0.3, перфорированный	Плотная	Зернистая	Над и между столбиками
Гранулярно-цилиндрические	15	0.3, почти неперфорированный	Очень плотная	Пластинчатая	То же
Цилиндрические	24	1.2, почти неперфорированный	Неплотная	Зернистая	Над столбиками
»	20	0.6, сильноперфорированный	Плотная	»	Над и между столбиками
»	15	0.6, почти неперфорированный	Неплотная	Пластинчатая	То же

ТАБЛИЦА 2

Признаки внутренней структуры спородермы видов сем. *Berberidaceae* s. l.

Изученный вид и слои спородермы	Признаки	
	примитивные	эволюционно более продвинутые
Diphylleia sinensis		
Эндэкзина		Мелкозернистая, псевдоламеллятная в области апертур
Эктэкзина		Тонкий покров, четкая с хорошо развитой столбиковой структурой, перфорированный покров, столбики далеко расположены друг от друга, имеются надпокровные образования
Achlys triphylla		
Интина		Двухслойная, толстая в области апертур, содержит гранулы спорополленина
Эндэкзина		Мелкозернистая
Эктэкзина		Четкая с хорошо развитой столбиковой структурой, покров перфорированный
Трифина		Зернистая, хорошо развита
Gymnospermium alberti		
Интина	Однослойная, иногда мелкозернистая	
Эндэкзина		Мелкозернистая, псевдоламеллятная
Эктэкзина	Покров почти неперфорированный	Четкая с хорошо развитой столбиковой структурой, подстилающий слой тонкий
Трифина		Зернистая, значительной толщины
Bongardia chrysogonum		
Интина		Двухслойная, зернистая, содержит гранулы спорополленина
Эндэкзина	Содержит гранулы спорополленина	Мелкозернистая
Эктэкзина	Столбики развиты плохо, местами обнаруживаются гранулы спорополленина, покров почти неперфорированный	Подстилающий слой тонкий, пронизан сквозными каналами
Трифина	Пластинчатая	Значительной толщины
Nandina domestica		
Эндэкзина		Мелкозернистая
Эктэкзина	Покров относительно толстый	Столбики довольно четкие, подстилающий слой тонкий
Podophyllum peltatum		
Интина	Однослойная	
Эндэкзина	Содержит гранулы спорополленина	Мелкозернистая, псевдоламеллятная в области апертур
Эктэкзина	Столбиковая структура развита плохо, покров мощный, почти сплошной, подстилающий слой довольно мощный	
Трифина	Пластинчатая, слабо развита	
Berberis dubia		
Интина	Однослойная, не содержит гранул спорополленина	
Эндэкзина		Зернистая

Изученный вид и слои спородермы	Признаки	
	примитивные	эволюционно более продвинутые
Эктэкзина	Мощный, неперфорированный покров, столбики почти не развиты	
Трифина	Слабо развита	
Ranzania iaponica		
Эндэкзина		Мелкозернистая
Эктэкзина	Мощный, редкоперфорированный покров, столбики почти не развиты	

В отличие от пыльцевых зерен рода *Berberis* в эктэкзине пыльцевых зерен родов *Podophyllum*, *Bongardia*, *Achlys* и *Gymnospermium* хорошо различимы три слоя: подстилающий, столбиковый и покров. Наиболее хорошо развит столбиковый слой в спородерме рода *Achlys* (рис. 1, *4*). Столбики в эктэкзине рода *Achlys* булавовидной формы, головки их не срастаются и поэтому покров никогда не бывает сплошным. Овальная форма головок столбиков и наличие пространства между ними объясняют струйчатую скульптуру пыльцевых зерен этого вида. Подстилающий слой у всех изученных видов хорошо различим и имеет одинаковую толщину. Пыльцевые зерна видов *Podophyllum* и *Gymnospermium* в отличие от пыльцевых зерен видов *Bongardia* и *Achlys* имеют более мощный покров и сравнительно тонкий столбиковый слой. Мембрана апертур всех изученных видов выстлана эндэкзиной. Однако у пыльцевых зерен *Berberis dubia* дно апертуры покрыто очень тонкой эндэкзиной, которая практически неизмерима даже при больших (22 тыс.) увеличениях микроскопа, что является отличительным признаком данного рода. Интина в районе апертур пыльцевых зерен *Berberis dubia* несколько утолщена и нередко выпячивается (рис. 1, *3*). В области борозд пыльцевых зерен видов *Podophyllum*, *Achlys* и *Bongardia* заметно значительное увеличение (у пыльцевых зерен *A. triphylla* примерно в 2 раза) толщины интины. Эктэкзина *Berberis dubia* пронизана многочисленными каналами, которых значительно меньше в спородерме других изученных видов.

Необходимо отметить, что трифина, обнаруженная на поверхности пыльцевых зерен, расположена неравномерно. Самая мощная трифина выявлена у пыльцевых зерен *Bongardia chrysogonum* (рис. 1, *5*) и слабо или почти неразвита у пыльцевых зерен видов *Podophyllum* и *Berberis* (рис. 1, *2*; 2, *1*).

В структуре оболочки пыльцевых зерен сем. *Berberidaceae* s. l. выявлены как весьма специализированные, так и примитивные признаки, которые мы свели в табл. 2.

Для более полного сравнения видов сем. *Berberidaceae* s. l. по строению спородермы мы использовали литературные данные об электронно-микроскопическом строении экзины видов рода *Nandina*, *Ranzania* и *Diphylleia* (Nowicke, Skvarla, 1979, 1981). К сожалению, в работах указанных авторов отсутствуют данные о строении интины и трифины, так как J. Nowicke и J. Skvarla изучали пыльцевые зерна, обработанные ацетолизным методом, при котором эти слои разрушаются.

Согласно имеющимся литературным источникам (Nair, 1966; Walker, 1974; Мейер, 1977), к признакам, свидетельствующим о значительной приспособительной эволюции пыльцевых зерен цветковых растений, относятся хорошо развитый столбиковый слой, значительная редукция покрова эктэкзины, формирование 2-слойной интины, интенсивное развитие трифины и др.

Исходя из этого наиболее специализированными признаками обладают пыльцевые зерна видов *Diphylleia* и *Achlys*, имеющие четко выраженные структурированные слои спородермы. Довольно специализирована спородерма видов *Nandina* и *Gymnospermium*, характеризующаяся хорошо развитыми столбиками, сильно перфорированным покровом и тонким подстилающим слоем. Наиболее

примитивными являются пыльцевые зерна видов *Podophyllum* и *Bongardia*, отличающиеся мощным, почти сплошным покровом и слабодифференцированными столбиками. Роды *Berberis* и *Ranzania* очень близки по строению экзины и сохраняют древний тип спородермы с очень незначительно дифференцированным столбиковым слоем и мощным покровом.

Таким образом, изученные представители сем. *Berberidaceae* значительно различаются по ультрастроению спородермы и в пределах семейства по этому признаку можно выделить таксоны с более и менее специализированными пыльцевыми зернами. Детальное изучение ультраструктуры оболочки пыльцы, повидимому, даст ценную информацию для построения филогенетической системы этого семейства.

ЛИТЕРАТУРА

Архангельский Д. Б., Тахтаджян А. Л. Морфология пыльцевых зерен *Leontice* L., *Gymnospermium* Spach и близких родов сем. *Berberidaceae.* — Бот. журн., 1972, т. 57, № 8, с. 921—926. — *Косенко В. Н.* Сравнительно-палиноморфологическое изучение семейства *Berberidaceae* s. l. I. Морфология пыльцевых зерен родов *Diphylleia*, *Podophyllum*, *Berberis*, *Mahonia*, *Nandina*, *Ranzania.* — Бот. журн., 1980а, т. 65, № 2, с. 198—205. — *Косенко В. Н.* Сравнительно-палиноморфологическое изучение семейства *Berberidaceae* s. l. II. Морфология пыльцевых зерен родов *Gymnospermium*, *Leontice*, *Caulophyllum*, *Bongardia*, *Epimedium*, *Vancouveria*, *Achlys*, *Jeffersonia.* — Бот. журн., 1980б, т. 65, № 10, с. 1412—1421. — *Косенко В. Н.* Сравнительно-кариологическое и палиноморфологическое изучение некоторых представителей семейства *Berberidaceae* s. l.: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1981. 21 с. — *Мейер Н. Р.* Сравнительно-морфологическое исследование развития и ультраструктуры спородермы голосеменных и примитивных покрытосеменных: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. М., 1977. 48 с. — *Nair P. K. K.* Trends in the morphological evolution of pollen and sporen. — J. Ind. Bot. Soc., 1966, vol. 44, N 4, p. 468—478. — *Nowicke J. W., Skvarla J. J.* Pollen morphology: the potential influence in higher order systematics. — Ann. Miss. Bot. Gard., 1979, vol. 66, N 4, p. 633—700. — *Nowicke J. W., Skvarla J. J.* Pollen morphology and phylogenetic relationships of the *Berberidaceae.* — Smiths. Contr. Bot., 1981, vol. 50, p. 1—83. — *Roland F.* Étude de l' ultrastructure des apertures: III. Complimens fournis par la microscope electronique a balayage. — Pollen et Spores, 1969, vol. 11, N 3, p. 475—498. — *Roland-Heydacker F.* Caractères ultrastructuraus et cytochimiques particuliers du sporoderme des pollens de *Berberis vulgaris* L. et *Mahonia aquifolium* Nutt. — Comp. Rend. Akad. Sci., 1974, t. 278, N 11, ser. D, p. 1475—1477. — *Walker J. W.* Evolution of exine structure in the pollen of primitive angiosperms. — Amer. J. Bot., 1974, vol. 61, N 8, p. 891—902.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 V 1983.

УДК 581.817 : (582.42/.47+582.5/.9) Бот. журн., т. 69, № 7

Н. И. Ляшенко

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ДРЕВЕСИНЫ У *GNETUM GNEMON* (*GNETACEAE*) И НЕКОТОРЫХ ДВУДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ

N. I. LYASHENKO. THE ANATOMICAL STRUCTURE OF WOOD IN *GNETUM GNEMON* (*GNETACEAE*) AND SOME DICOTYLEDONOUS PLANTS

Изучали анатомическое строение древесины у *Gnetum gnemon* в сравнении со строением древесины *Coffea excelsa*, *Garcinia tinctoria* и *Carallia lanceaefolia*, характеризующихся сходством в строении системы вегетативных органов. Анатомическое строение древесины изученных видов неоднотипно. В древесине ветвей *Gnetum gnemon* слои прироста различимы. У *Coffea excelsa* в древесине ветвей 10-летнего возраста слои прироста слабо различимы, с 11-го года жизни границы прироста обозначены четко. У *Garcinia tinctoria* и *Carallia lanceaefolia* в древесине молодых ветвей различимые слои прироста отсутствуют.

В течение ряда лет мы изучали морфологическое строение всей системы вегетативных органов у *Gnetum gnemon* L. в сравнении со строением системы органов некоторых тропических двудольных, относящихся к различным семействам

цветковых растений: *Coffea excelsa* A. Chev. (сем. *Rubiaceae*), *Garcinia tinctoria* (DC.) W. F. Wight (сем. *Clusiaceae*), *Carallia lanceaefolia* Roxb. (сем. *Rhizophoraceae*), *Notobuxus acuminata* (Gilg) Hutch. (сем. *Buxaceae*), *Medinilla magnifica* Lindl. (сем. *Melastomataceae*), *Ochrosia glomerata* (Blume) F. Muell. (сем. *Apocynaceae*).

Растения выращивали в одних и тех же условиях в оранжереях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде (БИН).

Необычайное сходство в организации системы побегов у *Gnetum gnemon* и небольшой группы двудольных растений привело нас к убеждению о возможных филогенетических связях между указанными видами растений (Ляшенко, 1976, 1981, 1983). При наблюдавшемся сходстве в строении побегов у исследованных видов сходство в ритме роста побегов не прослеживалось. Например, у *Gnetum gnemon* в весенне-летнее время периоды покоя между последовательными периодами роста колебались от нескольких дней до нескольких месяцев. У *Coffea excelsa* и *Carallia lanceaefolia* в весенне-летний период в верхней части кроны побеги росли непрерывно. В осенне-зимний период у всех исследованных видов побеги находились в состоянии покоя. Не анализируя все случаи ритма роста ветвей в связи с деятельностью камбия, мы остановились лишь на вопросе о связи между признаками анатомического строения древесины периодически растущих ветвей у *Gnetum gnemon*, *Coffea excelsa*, *Garcinia tinctoria* и *Carallia lanceaefolia*.

Для исследования были взяты побеги и ветви в возрасте от 1 года до 14 лет. У *Gnetum gnemon* одна из исследованных боковых ветвей I порядка в возрасте 8 лет была взята с 18-летнего растения. У этого вида в оранжереях БИНа наблюдается 1—2 и очень редко 3—4 периода роста за один год. Исследованная ветвь росла в течение первых 5 лет. Последующие 3 года ветвь покоилась. В течение первых 5 лет у ветви было 5 периодов роста и образовалось 6 междоузлий. В первые 2 года было по одному периоду роста и образовалось по одному междоузлию. В 3-й год было 2 периода роста, и оба побега имели по одному междоузлию. В 4-й год ветвь не росла. На 5-м году за один период роста развился побег с 2 междоузлиями. Случаи развития побегов с 2 междоузлиями у *G. gnemon* редки. Периоды покоя между пятью периодами роста исчислялись несколькими месяцами (например, 16.5 и 5.5). По данным G. Volkens (1912), касающимся периодов роста побегов у *G. gnemon* на о. Ява, можно определить продолжительность периодов покоя. Между отдельными периодами роста она исчислялась примерно 4 месяцами. Ch. Coster (1928 : 106), обстоятельно изучивший анатомическое строение слоев прироста у тропических древесных растений на о. Ява, отмечал, что «у олиственных деревьев, пока листва еще не слишком стара или функционально не бесспособна, камбий остается деятельным». Таким образом, можно было полагать, что у *G. gnemon* продолжительные перерывы в росте побегов сопровождались перерывами в деятельности камбия.

Известно, что у *G. gnemon* строение стебля монокамбиального типа. Как отмечалось ранее (Chamberlain, 1935), во вторичной ксилеме у *G. gnemon* есть трахеиды и сосуды, причем сосуды в древесине имеют разный диаметр — от размера обычных трахеид до размеров, в 4—5 раз бо́льших. На поперечном срезе через участок исследованной нами ветви, имевшей пять периодов роста, видны сосуды (см. рисунок, *А*, *а* — вклейка).[1] Пять последовательных периодов роста ветви обозначены 4 пограничными полосами. Границы зон прироста определяются узкими полосами сплющенных в радиальном направлении трахеид (см. рисунок, *А*, *б*). Границы зон прироста у *G. gnemon* наблюдал P. Greguss (1955). Он указывал, что на поперечном срезе ветви, полученной из Ботанического сада в Гонконге, границы слоев прироста очень неясные и обозначаются 1—2 рядами сплющенных в радиальном направлении трахеид. Greguss называл слой прироста у *G. gnemon* годичным кольцом ошибочно, так как слой прироста не соответствует годичному приросту. Как отмечалось, в оранжереях БИНа у *G. gnemon* в течение года наблюдаются от одного до четырех периодов роста. На о. Ява, по данным Volkens, — три-четыре периода роста за один год.

У *Coffea excelsa* одна из исследованных боковых ветвей I порядка в возрасте 14 лет была взята с 17-летнего растения. Периоды осенне-зимнего покоя у этой

[1] Фотографии поперечных срезов выполнены Б. Т. Шапковым.

ветви колебались от 6 до 10.5 месяцев. Следовательно, можно полагать, что у *C. excelsa* деятельность камбия ветвей прерывистая. Древесина *C. excelsa* рассеянно-сосудистого типа. В течение 10 лет она складывалась из очень слабо различимых слоев прироста (см. рисунок, *Б*, *а*). Границы прироста обозначены более плотными участками древесины, образовавшимися в конце каждого периода роста. Такие участки представляют собой полоски толстостенного либриформа, в которые вкраплены отдельные сосуды. После периода покоя в молодой древесине образовывалось относительно большее количество сосудов. Границы прироста обозначены незамкнутыми по окружности участками древесины. На 11-м году жизни образовалась различимая граница прироста: незамкнутая по окружности неравномерная по ширине цепочка сосудов и тонкостенных клеток древесинной паренхимы (см. рисунок, *Б*, *б*). До 13-го года жизни в древесине образовывались подобные цепочки клеток. Граница между 13-м и 14-м годами жизни обозначена замкнутой по окружности цепочкой клеток паренхимы и сосудов (см. рисунок, *Б*, *в*). Таким образом, периоды покоя камбия у древесины *C. excelsa*, так же как у *G. gnemon*, сопровождались появлением морфологически различных элементов древесины.

У *Garcinia tinctoria* исследованная боковая ветвь I порядка в возрасте 10 лет была взята с 20-летнего растения. Ветвь периодически росла 5 раз. Периоды покоя ветви между последовательными периодами роста колебались от 10 до 34 месяцев. Следовательно, можно полагать, что у ветвей *G. tinctoria* деятельность камбия прерывалась. Однако древесина этого вида не имела различимых слоев прироста (см. рисунок, *В*).

У *Carallia lanceaefolia* исследованная боковая ветвь II порядка в возрасте 7 лет была взята с 11-летнего растения. У ветвей, подобных исследованной, осенне-зимние периоды покоя длились примерно 7 месяцев. Следовательно, можно полагать, что перерывы в деятельности камбия происходили, однако и у этого вида древесина ветви была лишена слоистости.

Coster (1927, 1928), обстоятельно изучивший анатомическое строение древесины у 85 видов растений в тропиках, отмечал, что отсутствие слоистости в древесине тропических растений — явление, чрезвычайно редкое. Древесину, лишенную слоистости, он находил у непрерывно растущих, по его определению, вечнозеленых видов. У таких видов перерывов в деятельности камбия, по Coster, нет. Однако он отмечал отсутствие слоистости и у растений, имеющих периоды покоя камбия. Например, у *Acacia leucophloea* Willd. и *Plumeria acuminata* Ait. в течение безлистного состояния растений камбий покоится. Однако в древесине этих видов зоны прироста выражены очень слабо или местами неразличимы совсем. Случаи образования древесины с перерывами в камбиальной деятельности, не сопровождающимися в течение всех периодов роста образованием различимых зон прироста, подобные тем, какие имеют место у *Garcinia tinctoria* и *Carallia lanceaefolia*, Coster не отмечал. В то же время автор приводит сведения о том, что древесина молодых растений очень часто бывает лишена слоистости. Отсутствие различимых слоев прироста у видов тропических растений, имеющих периоды покоя камбия, отмечали и другие исследователи (Яценко-Хмелевский, 1961).

Итак, анатомическое строение древесины изучаемых видов различно. В древесине *Gnetum gnemon* и *Coffea excelsa* слои прироста различимы, у *Garcinia tinctoria* и *Carallia lanceaefolia* границ слоев прироста нет.

Полагая, что сходство в развитии системы вегетативных органов у *Gnetum gnemon* и представителей семейств *Rhizophoraceae*, *Rubiaceae*, *Clusiaceae*, *Apocynaceae*, *Buxaceae* и *Melastomataceae* определяется развитием гомологичных органов, мы построили модель структуры общего предка гнетовых и представителей двудольных (Ляшенко, 1976, 1981, 1983). Одной из черт реконструированной формы предка был непрерывный рост верхушечного побега ствола и боковых ветвей I порядка, расположенных в верхней части кроны. Ветви, следующие за верхними, пройдя период непрерывного роста, росли периодически. Однако растение в целом росло непрерывно. Следует полагать, что при непрерывном росте верхушечного и боковых побегов в верхней части кроны у растения-предка камбий ветвей был деятелен постоянно, поэтому во вторичной ксилеме стебля колец прироста не было. Мы считаем, что строение древесины, лишенной колец при-

роста, подобное наблюдающемуся у *Garcinia tinctoria* и *Carallia lanceaefolia*, — исходный признак в структуре древесины определенных групп двудольных. Строение древесины, характеризующееся изменениями в элементах древесины, т. е. с различимыми слоями прироста, наблюдающееся у *Gnetum gnemon* и *Coffea excelsa*, — признак вторичный.

Благодарю А. А. Яценко-Хмелевского, Е. С. Чавчавадзе и М. И. Колосову за оказанную мне помощь в работе, за ценные советы и замечания.

ЛИТЕРАТУРА

Ляшенко Н. И. Параллельное развитие систем ветвей у голосеменного *Gnetum gnemon* L. и некоторых покрытосеменных растений. — Журн. общ. биологии, 1976, т. 37, № 6, с. 815—821. — *Ляшенко Н. И.* О строении системы вегетативных органов у предполагаемого предка цветковых растений. — В кн.: Морфол. эволюция высш. раст.: Материалы VI Моск. совещ. по филогении раст., посвящ. 100-летию со дня рожд. проф. МГУ К. И. Мейера. М.: Наука, 1981, с. 84—87. — *Ляшенко Н. И.* О сходстве структур у *Gnetum gnemon* L. и некоторых покрытосеменных. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1983, т. 88, вып. 3, с. 64—76. — *Яценко-Хмелевский А. А.* Краткий курс анатомии растений. М.: Высшая школа, 1961. 282 с. — *Chamberlain C. J.* Gymnosperms, structure and evolution. Chicago: The University of Chicago Press, 1935. 484 p. — *Coster Ch.* Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen- und Jahresringbildung in den Tropen. — Ann. Jard. Bot. Buitenz., 1927, vol. 37, S. 49—160; 1928, vol. 38, S. 1—114. — *Greguss P.* Xylotomische Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. Budapest: Akademiai Kiadó, 1955. 308 S. — *Volkens G.* Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen. Berlin: Verlag v. Gebrüder Borntraeger, 1912. 142 S.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 23 VIII 1983.

УДК 582.26 (479.24)

Бот. журн., т. 69, № 7

С. Г. Рзаева

АЛЬГОФЛОРА МИНЕРАЛЬНЫХ ИСТОЧНИКОВ АСТАРИНСКОГО РАЙОНА АЗЕРБАЙДЖАНА

S. G. RZAEVA. ALGOFLORA OF MINERAL SPRINGS IN THE ASTARA REGION OF AZERBAIJAN

Впервые исследованы два минеральных источника Астаринского р-на Азербайджанской СССР, в которых обнаружено 79 видов водорослей, относящихся к 4 отделам. Преобладают диатомовые и синезеленые водоросли.

Талышская гидротермальная область, куда входит и Астаринский р-н, находится на юго-востоке Азербайджанской ССР. На ее территории сосредоточено более 182 термальных источников. Это многодебитные, преимущественно горячие и теплые источники (Кашкай, 1952).

Первые данные о водорослях терм Азербайджана содержатся в статьях Н. Н. Воронихина (1924, 1926), который приводит 12 видов синезеленых водорослей для Астаринских, Аркеванских и Ленкоранских термальных источников Талыша. Впоследствии источники Талыша были обследованы нами (Рзаева, 1972, 1974). В них обнаружено доминирование значительного числа диатомовых и синезеленых, единичными были виды зеленых и эвгленовых водорослей. Отдельные источники Ленкоранского р-на изучала Н. Б. Балашова (1981), опубликовавшая список диатомовых водорослей. Остальные работы по термам республики, проведенные за пределами Талыша, относятся к Кельбаджарскому (Алиев, 1961; Балашова, 1975а) и Кахскому районам Азербайджана (Балашова, 1974, 1975б).

В настоящей статье изложены результаты обработки сборов из наиболее крупных источников Астаринского р-на — Тахтаногеран и Аг-Керпю. Сборы проводили в 1971—1972 гг. Пленки и налеты водорослей снимали с субстрата как непосредственно у выхода источников на поверхность, так и со дна горячих ручьев — стоков из источников. Всего обработано 55 проб. Обработку проводили по общепринятой методике («Определитель пресноводных водорослей», 1951).

Тахтаногеранский источник расположен в лесистой живописной долине против с. Тахтаногеран, у правого берега одноименной речки, впадающей в р. Сиаку. Минеральная вода имеет два основных выхода, расположенных в 4 м друг от друга, и несколько мелко просачивающихся в различных участках, здесь же устроены бассейны для ванн. Вода бесцветная, прозрачная, со слабым запахом сероводорода. Температура воды 30 °С, суточный дебит — около 8000 л. В источнике водоросли образуют мощный слизистый зелено-коричневый с беловатым оттенком пленчатый налет, состоящий в основном из представителей синезеленых и диатомовых и единичных видов зеленых и эвгленовых водорослей. Этот налет покрывает дно источника и его края. Диатомовые водоросли как бы переплетаются с синезелеными в одну общую массу.

Видовой состав диатомей в Тахтаногеранском источнике разнообразен: *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag., *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehr. var. *ulna*, *S. ulna* var. *oxyrhynchus* (Kütz.) V. H., *Cocconeis placentula* Ehr. var. *placentula*, *C. placentula* var. *euglypta* (Ehr.) Cl., *Achnanthes brevipes* Ag., *A. hauckiana* Grun., *A. lanceolata* (Brёb.) Grun., *Diploneis elliptica* (Kütz.) Cl., *Stauroneis vislouchii* Poretzky et Anissimova, *Navicula rhynchocephala* Kütz., *N. cincta* (Ehr.) Kütz., *N. costulata* Grun., *Pinnularia microstauron* (Ehr.) Cl., *Amphora ovalis* Kütz., *Caloneis amphisbaena* (Bory) Cl., *Cymbella amphicephala* Nag., *Gomphonema angustatum* (Kütz.) Rabenh., *Rhopalodia musculus* (Kütz.) O. Müll., *Pleurosigma salinarum* Grun., *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun., *Nitzschia thermalis* Kütz., *N. tryblionella* var. *levidensis* (W. Sm.) Grun.

Синезеленые водоросли в источнике Тахтаногеран также хорошо развиты и представлены видами *Synechocystis parvula* Perf., *S. salina* Wisl., *Merismopedia punctata* Meyen, *Gloeocapsa minuta* (Kütz.) Hollerb., *G. minor* (Kütz.) Hollerb., *Oscillatoria subtilissima* Kütz., *O. lacustris* (Kleb.) Geitl., *O. amphibia* Ag., *O. tenuis* Ag., *O. tambi* Woronich, *O. acutissima* Kuff., *O. brevis* (Kütz.) Gom., *Romeria chlorina* Böcher, *R. elegans* (Wolosz.) Koczw., *Spirulina abbreviata* Lemm., *S. laxa* Smith, *Lyngbya perelegans* Lemm., *L. major* Menegh.

Из зеленых водорослей зафиксированы всего два вида — *Dictyospaerium pulchellum* Wood, встреченный единично только летом, а также стерильные нити *Spirogyra* sp., в массе образующие желтовато-зеленоватые комки, которые часто всплывают на поверхность воды. В источнике Тахтаногеран также обнаружен мезоолигогалобный вид из эвгленовых водорослей *Trachelomonas volvocina* Ehr. Присутствие этого вида при температуре 30 °С представляет большой научный интерес, так как до сего времени эвгленовые водоросли не были отмечены в термальных водоемах.

Второй источник, Аг-Керпю, находится в 7 км к востоку от с. Поликаш, в русле р. Тангарю, в 100 м к западу от одноименного моста Аг-Керпю. Минерализация его воды 0.2 г/л, температура — 27 °С. Вода прозрачная, бесцветная, обладает слабым сероводородным запахом. В источнике Аг-Керпю водоросли образуют рыжеватые или коричневатые налеты, а иногда — длинные слизистые тяжи, покрывающие дно и края источника. В летний период скопления водорослей образуют рыхлые воздушные комки и всплывают на поверхность воды источника, принимая зеленовато-рыжеватую окраску.

В результате исследования собранных проб в источнике Аг-Керпю найдено 39 видов, разновидностей и форм из отдела диатомовых, 33 вида и форм синезеленых и 2 вида из зеленых водорослей.

В источнике Аг-Керпю обнаружены следующие представители диатомовых водорослей: *Cyclotella meneghiniana* Kütz., *Diatoma elongatum*, *Synedra ulna* var. *ulna* и var. *oxyrhynchus*, *Cocconeis placentula* var. *placentula*, var. *euglypta* и var. *intermedia* (Herib. et Perag.) Cl., *Achnanthes brevipes*, *A. hauckiana* var. *hauckiana* и var. *rostrata* Schulz, *A. lanceolata*, *Diploneis elliptica*, *Rhoicosphenia curvata* (Kütz.) Grun., *Navicula rhynchocephala*, *N. cryptocephala* Kütz., *N. cincta*, *N. cari* Kütz., *N. costulata*, *N. simplex* Krasske, *Pinnularia microstauron*, *Amphora ovalis*, *A. veneta* Kütz., *A. veneta* var. *subcapitata* I. Kiss., *Caloneis amphiabaena*, *Gyrosigma kützingii* (Grun.) Cl., *Cymbella amphicephala*, *Gomphonema angustatum*, *G. olivaceum* (Lyngb.) Kütz., *Rhopalodia musculus* var. *musculus* и var. *mirabilis* Fricke, *Hantzschia amphioxys*, *Nitzschia hungarica* Grun., *N. tryblionella* var. *levidensis*, *N. apiculata* (Greg.) Grun., *N. thermalis*, *N. linearis* W. Sm., *N. vitrea*

Norm. var. *vitrea* и var. *scaphiformis* Wisl. et Poretzky, *N. recta* Hantzsch. Массовое развитие этих видов отмечено только летом. В остальные сезоны года диатомеи, так же как и синезеленые водоросли, представлены единичными видами.

Из синезеленых водорослей в источнике Аг-Керпю обнаружены *Synechocystis parvula*, *S. salina*, *S. minuscula* Woronich., *S. pevalekii* Erceg., *Merismopedia punctata*, *Gloeocapsa minuta*, *G. minor*, *Rivularia aquatica* (de Wild) Geitl., *Oscillatoria subtilissima*, *O. lacustris*, *O. angustissima* W. et G. S. West, *O. amphibia*, *O. tambi*, *O. boryana* (Ag.) Bory, *O. terebriformis* (Ag). Elenk., *O. acutissima*, *O. thermarum* Woronich., *O. brevis*, *O. animalis* Ag., *O. kuetzingiana* f. *kuetzingiana*, *O. kuetzingiana* f. *crassa* (Woronich.) Elenk., *O. jasorvensis* Vouk, *O. tenuis*, *Romeria chlorina*, *R. elegans*, *Phormidium angustissimum* W. et G. S., *Spirulina abbreviata*, *S. tenuissima* Kütz., *S. laxa*, *S. laxissima* G. S. West, *S. subtilissima* Kütz., *Lyngbya perelegans* Lemm., *L. major*.

Несколько в стороне от основного потока воды по краям источника наблюдались скопления зеленых водорослей в виде отдельных комков, образованных нитчатками *Mougetia* sp. и *Stigeoclonium tenue* Kütz., имеющей сравнительно слабые ветвления и короткие вторичные ветви, прямые ее ветви имели острые концы.

Сравнение видового состава водорослей из двух термальных источников Астаринского р-на показало наличие в них видов и разновидностей водорослей, относящихся к четырем систематическим отделам: диатомей — 41, синезеленых — 33, зеленых — 4 и эвгленовых — 1.

В обоих источниках наибольшего видового разнообразия достигают диатомовые водоросли. Следует отметить, что из видов и внутривидовых таксонов 21 являются общими для обоих источников, однако водорослевая флора каждого источника различается по доминирующим в них видам.

Так, в источнике Тахтаногеран доминируют виды *Pleurosigma salinarum*, *Stauroneis wislouchii*, *Diatoma elongatum*, *Synegra ulna* var. *ulna*, var. *oxyrhynchus*, *Cocconeis placentula* var. *placentula*, *Achnanthes brevipes*, *Amphora ovalis*, *Nitzschia tryblionella* var. *levidensis*, *N. thermalis*; в источнике Аг-Керпю — *Achnanthes hauckiana* var. *rostrata*, *Diploneis elliptica*, *Cymbella amphicephala*, *Gomphonema angustatum*, *Nitzschia termalis*, *N. linearis*.

Второе место по числу видов и по массовости развития занимают синезеленые водоросли. Обращает на себя внимание то, что почти половина синезеленых водорослей (15 видов) относится к роду *Oscillatoria* Vauch. и в отличие от диатомовых почти все доминирующие виды синезеленых водорослей одинаковы для обоих исследованных источников: *Synechocystis parvula*, *Oscillatoria lacustris*, *O. tambi*, *O. subtilissima*, *O. amphibia*, *O. acutissima*, *O. brevis*, *Merismopedia punctata*, *Spirulina abbreviata*, *S. laxa*, *Lyngbya perelegans*, *L. major*.

В целом для синезеленых водорослей в обоих источниках характерно значительное преобладание нитчатых форм над одноклеточными. Такое соотношение этих двух групп синезеленых водорослей, а также большое число указанных выше видов присущи, правда с некоторыми отклонениями, многим термальным источникам Советского Союза.

Можно сказать, что мы наблюдали небольшие сезонные колебания в составе водорослей изученных источников, выражающиеся в снижении качественного состава и количественного развития синезеленых водорослей в зимний период. Так, число видов рода *Oscillatoria* снижалось до трех. В зимнем сезоне из флоры выпадали такие виды, как *Romeria chlorina*, *R. elegans*, *Lyngbia major*, *Merismopedia punctata*, *Gloeocapsa minuta*, *Rivularia aquatica*, *Synechocystis parvula*. Эти изменения, возможно, связаны с уменьшением света в зимний период, хотя температура воды в источниках остается стабильной.

Следует отметить, что синезеленая водоросль *Synechocystis pevalekii* является чрезвычайно редкой в водоемах СССР. Этот вид, описанный из Югославии в слизи водорослей на скалах, ранее был известен лишь в термальном источнике Ленкоранского р-на Талыша (источник Мешасу, температура воды 46 °С, в соскобах из ванных комнат) (Рзаева, 1974).

Сравнение данных по видовому составу водорослей термальных источников Тахтаногеран и Аг-Керпю с видовым составом других термальных источников Азербайджана (Талыш, Истису, Елису) показывает, что, несмотря на близкое

территориальное расположение терм, в частности Астаринских к Ленкоранским, и сходства их физико-химических параметров, они характеризуются различным видовым составом водорослей. Источники группы Мешасу и Ибадису (Ленкоранский р-н), исследованные Балашовой (1981), имеют всего 16 общих видов диатомовых водорослей с источниками Тахтаногеран и Аг-Керпю, причем виды *Navicula cincta* и *Nitzschia thermalis* в работе Балашовой представлены var. *heu fleri* Grun. и var. *minor* Hilse соответственно, тогда как в исследованных нами источниках зафиксированы лишь типовые разновидности.

В источнике Елису Кахского р-на (Балашова, 1974) общими с нашей флорой являются 4 вида и разновидности из отдела диатомовых и 4 вида из отдела синезеленых водорослей, причем вид *Gomphonema angustatum* в материалах Балашовой представлен разновидностью var. *obtusatum* Kütz., тогда как в источниках Тахтаногеран и Аг-Керпю обнаружена типовая разновидность.

Сравнение наших данных с содержащимися в работах по водорослевой флоре источников Кельбаджарского Истису (Алиев, 1961; Балашова, 1975а) показало, что общими являются 13 видов водорослей: 3 синезеленых и 10 диатомовых. Из последних *Hantzschia amphioxys*, *Nitzschia thermalis* и *Pinnularia microstauron* в изученных нами Астаринских термах представлены типовыми разновидностями, тогда как в источниках Истису зафиксированы как типовые, так и другие разновидности: *Hantzschia amphioxys* var. *vivax* (Hantzsch) Grun., *Nitzschia thermalis* var. *minor* Hilse и *Pinnularia microstauron* var. *brebissonii* (Kütz.) Hust.

В экологическом отношении среди водорослей обследованных источников преобладающими являются бентосные, как собственно донные, так и эпифиты. Типично планктонные виды почти отсутствуют, исключение составляет единично встреченный в источнике Аг-Керпю *Cyclotella meneghiniana*, немногочисленны и случайно-планктонные виды.

Повышенная минерализация воды обследованных источников в значительной мере отразилась на составе водорослей. Среди диатомей присутствует небольшое число видов-галофобов, т. е. типичных обитателей пресноводных вод. Наиболее разнообразной в видовом отношении является группа олигогалобов с преобладанием индифферентов, сохраняющих способность нормально развиваться при некотором повышении или понижении минерализации воды. Хорошее развитие дают галофилы, несколько уступают им мезогалобные диатомовые водоросли.

Анализ выявленных в источниках Астаринского р-на водорослей показал, что диатомовые и большая часть синезеленых представлены широко распространенными видами, обычными для рек, озер, родников и разного типа водоемов.

ЛИТЕРАТУРА

Алиев Д. Г. Материалы к флоре водорослей минеральных источников Кельбаджарского Истису Азербайджанской ССР. — Изв. АН АзССР, сер. биол. и мед. наук, 1961, № 5, с. 23—29. — *Балашова Н. Б.* Материалы к альгофлоре некоторых термальных источников Азербайджана. — Вестн. ЛГУ, сер. биол. наук, 1974, № 9, вып. 3, с. 36—43. — *Балашова Н. Б.* К флоре водорослей термальных источников Азербайджана. — Нов. сист. низш. раст. Л.: Наука, 1975а, т. 12, с. 90—94. — *Балашова Н. Б.* К флоре водорослей термальных источников Верхнего Истису. — Вестн. ЛГУ, сер. биол. наук, 1975б, № 3, вып. 1, с. 35—39. — *Балашова Н. Б.* Диатомовые водоросли термальных источников Талыша (группы Мешасу и Ибадису). — Л.: Изд-во ЛГУ, Тр. биол. н.-и. ин-та, 1981, № 30, с. 128—132. — *Воронихин Н. Н.* Материалы для флоры пресноводных водорослей Кавказа. 1. *Schizophyceae*. — Тр. Лен. общ. естествоисп., 1924, вып. 3, с. 211—263. — *Воронихин Н. Н.* Материалы для флоры пресноводных водорослей Кавказа. 1. *Schizophyceae*. — Тр. Лен. общ. естествоисп., 1926, вып. 3, с. 45—100. — *Еленкин А. А.* Синезеленые водоросли СССР. Специальная часть, вып. 1. М.; Л., 1938. 974 с. — *Кашкай М. А.* Минеральные источники Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1952, с. 396—408. — *Курсанов Л. И., Забелина М. М., Мейер К. И.* и др. Водоросли. М.: Сов. наука, 1953. 395 с. — *Коршиков О. А.* Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Київ : Видавн. АН УРСР, 1953. 436 с. — *Определитель* пресноводных водорослей СССР. М.: Наука, 1951, т. 1. 199 с.; 1953, т. 2. 652 с.; 1951, т. 4. 619 с.; 1955, т. 7. 282 с. — *Рзаева С. Г.* Новые и редкие для СССР синезеленые водоросли из рисовых чеков Азербайджана. — Нов. сист. низш. раст. Л.: Наука, 1970, т. 6, с. 28—29. — *Рзаева С. Г.* Об альгофлоре минеральных источников Масаллинского района Азербайджана. — В кн.: Тез. докл. IV Закавказ. совещ. по споровым раст. Ереван, 1972, с. 48—50. — *Рзаева С. Г.* Новые синезеленые водоросли из горячих источников Азербайджана. — В кн.: Нов. сист. низш. раст. Л.: Наука, 1974, т. 11, с. 104—105.

Институт ботаники АН АзССР,
Баку.

Получено 14 IV 1982.

УДК 581.15 : 539.22 : 591.471.1 : 582.26 Бот. журн., т. 69, № 7

С. И. Генкал

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОСНОВНЫХ СТРУКТУРНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ СТВОРКИ У ВИДОВ РОДА *CYCLOTELLA (BACILLARIOPHYTA)* ПО ДАННЫМ БИОМЕТРИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

S. I. GENKAL. VARIABILITY OF VALVE STRUCTURAL ELEMENTS IN THE SPECIES OF THE GENUS *CYCLOTELLA* (*BACILLARIOPHYTA*) BASED ON THE EVIDENCE FROM BIOMETRIC ANALYSIS

Проведен биометрический анализ основных структурных элементов створки у диатомей рода *Cyclotella*. Использование таксономического коэффициента и метода корреляционных плеяд позволило определить ценность используемых диагностических признаков и место элементов ультраструктуры в их системе.

Математические методы все чаще рекомендуется использовать в практике таксономических исследований (Шмидт, 1964; Тахтаджян, 1966; Лавренко, Федоров, 1970; Голлербах, Окснер, 1973). Настоящая работа представляет собой первую попытку применения биометрических методов при изучении морфологии створок видов рода *Cyclotella* Kütz.

Измерения и подсчеты основных структурных элементов были проведены на 785 негативах размером 6×9 см, полученных в трансмиссионном электронном микроскопе. Статистические характеристики (табл. 1) и коэффициенты корреляции (табл. 2) были вычислены на ЭВМ «Минск-22».

По нашим материалам, диаметр створки наиболее изменчив у *C. ocellata* (*CV*=59), а наименее — у *C. kuetzingiana* var. *planetophora* (*CV*=20), причем верхние и нижние пределы диаметра створки у видов *C. meneghiniana*, *C. atomus*, *C. pseudostelligera*, *C. kuetzingiana* и *C. ocellata* отличаются от приводимых в диагнозах (Huber-Pestalozzi, 1942; «Диатомовые водоросли. . .», 1951). Число ребер в 10 мкм варьирует в большей степени у *C. atomus*, *C. pseudostelligera* и *C. ocellata* (*CV*=20), в наименьшей — у *C. comta* var. *comta* и *C. kuetzingiana* var. *planetophora* (*CV*=8). Диапазон этого признака, по нашим данным, отличается от литературных данных (Huber-Pestalozzi, 1942; «Диатомовые водоросли. . .», 1951) для видов *C. ocellata*, *C. meneghiniana*, *C. atomus*, *C. pseudostelligera*, *C. kuetzingiana*. Коэффициент вариации отношения диаметра центрального поля к диаметру створки колеблется от 6 (*C. comta* var. *comta*) до 28 (*C. pseudostelligera*). Подпертые выросты на створке мы встретили лишь у трех видов (табл. 1), и их число варьировало в значительной степени (до 78 у *C. kuetzingiana* var. *kuetzingiana*). Краевые подпертые выросты были подсчитаны не у всех видов, и коэффициент вариации этого элемента изменялся в значительных пределах — от 19 до 62 (табл. 1). Сосочки на створке встречались лишь у *C. ocellata*, и их число варьировало весьма сильно (*CV*=52).

Таким образом, у изученных видов и разновидностей рода *Cyclotella* все структурные элементы створки подвержены значительной изменчивости, причем в наибольшей степени варьирует диаметр створок, а в меньшей — отношение диаметра центрального поля к диаметру створки и число ребер в 10 мкм.

Г. Г. Виттенберг (1923) предложил называть сумму признаков, имеющих диагностическое значение, таксономическим коэффициентом. Е. С. Смирнов (1924) на основе анализа коэффициентов корреляции между признаками ввел термин «признаки-индикаторы». По мнению П. В. Терентьева (1959), только признаки-индикаторы передают качественные особенности объекта. Они имеют наибольшее таксономическое значение (Тахтаджян, 1966). В. М. Шмидт (1964) считает, что явление корреляции между морфологическими признаками представляет собой внешнее отражение глубочайших внутренних процессов, происходящих в онтогенезе, в результате опосредованного взаимодействия наследственных факторов с условиями внешней среды.

В большинстве случаев связи между одними и теми же элементами створки у видов рода *Cyclotella* за редким исключением носят одинаковый характер, меняясь, однако, по силе (табл. 2). Уровень связи элементов, взятый в целом, по всем видам, оказался довольно низким. Средняя абсолютная величина

ТАБЛИЦА 1

Результаты измерения основных структурных элементов створки у видов рода *Cyclotella*

Элемент	Lim	$M+m$	σ	CV, %
C. meneghiniana Kütz. (n=69)				
Диаметр, мкм	7.3—23.6	13.88±0.57	4.74	34
Число ребер в 10 мкм	6—12	8.33±0.15	1.31	15
Отношение центрального поля к диаметру створки	0.42—0.66	0.55±0.00	0.05	9
Число подпертых выростов на створке	0—3	0.98±0.08	0.69	70
C. pseudostelligera Hust. (n=385)				
Диаметр, мкм	2.2—12.5	5.81±0.11	2.25	38
Число ребер в 10 мкм	14—50	24.47±0.32	6.45	20
Отношение центрального поля к диаметру створки	0.11—0.77	0.46±0.00	0.13	28
Число краевых подпертых выростов	3—14	7.08±0.22	4.39	62
C. atomus Hust. (n=124)				
Диаметр, мкм	2.6—8.7	5.89±0.11	1.28	21
Число ребер в 10 мкм	10—30	16.44±0.29	3.33	20
Отношение центрального поля к диаметру створки	0.15—0.77	0.55±0.00	0.09	17
Число краевых подпертых выростов	3—12	7.90±0.13	1.51	19
C. ocellata Pant. (n=112)				
Диаметр, мкм	2.6—27	6.51±0.36	3.90	59
Число ребер в 10 мкм	12—30	20.50±0.40	4.26	20
Отношение центрального поля к диаметру створки	0.3—0.8	0.61±0.01	0.10	17
Число сосочков на створке	0—6	2.53±0.52	1.32	52
C. kuetzingiana Thw. var. *kuetzingiana* (n=32)				
Диаметр, мкм	4—15.3	8.41±0.53	3.00	35
Число ребер в 10 мкм	12—30	19.43±0.65	3.68	18
Отношение центрального поля к диаметру створки	0.36—0.94	0.51±0.02	0.11	22
Число подпертых выростов на створке	1—6	1.75±0.24	1.36	78
C. kuetzingiana var. *planetophora* Fricke (n=35)				
Диаметр, мкм	6.5—14.4	9.07±0.31	1.83	20
Число ребер в 10 мкм	16—22	20.00±0.29	1.74	8
Отношение центрального поля к диаметру створки	0.58—0.77	0.67±0.00	0.05	8
Число подпертых выростов на створке	1—8	3.68±0.26	1.56	42
C. comta (Ehr.) Kütz. var. *comta* (n=15)				
Диаметр, мкм	9—17.5	12.00±0.74	2.88	24
Число ребер в 10 мкм	16—20	17.33±0.37	1.44	8
Отношение центрального поля к диаметру створки	0.46—0.58	0.55±0.00	0.03	6
Число краевых подпертых выростов	9—23	13.66±1.20	4.67	34
C. comta var. *glabriuscula* Grun. (n=13)				
Диаметр, мкм	21.2—53	32.41±2.90	10.48	32
Число ребер в 10 мкм	11—16	12.07±0.41	1.49	12
Отношение центрального поля к диаметру створки	0.50—0.75	0.60±0.01	0.06	9

Примечание. n — объем выборки, CV — коэффициент вариации.

ТАБЛИЦА 2

Значения коэффициентов корреляции между элементами створки у видов рода *Cyclotella*

	C. atomus	*C. pseudostelligera*	*C. comta* var. *comta*	*C. comta* var. *glabriuscula*
r_{1-2}	−0.68	−0.65	−0.75	+0.09 *
r_{1-3}	+0.00	−0.18	+0.09 *	+0.65
r_{1-4}	+0.62	+0.08 *	+0.95	
r_{2-3}	+0.08 *	−0.01 *	−0.05 *	+0.42 *
r_{2-4}	−0.44	−0.10	−0.71	
r_{3-4}	−0.07 *	+0.09 *	+0.09 *	

	C. meneghiniana	*C. ocellata*	*C. kuetzingiana*
r_{1-2}	−0.64	−0.81	−0.68
r_{1-3}	+0.17 *	−0.05 *	+0.37
r_{1-4}		+0.88	
r_{1-5}	+0.43	−0.53	+0.72
r_{1-6}		+0.34	
r_{2-3}	+0.10 *	+0.03 *	+0.06 *
r_{2-4}		−0.62	
r_{2-5}	−0.30	−0.51	+0.68
r_{2-6}		−0.15 *	
r_{3-4}		−0.26	
r_{3-5}	−0.12 *	−0.24	+0.49
r_{3-6}		+0.39	
r_{4-5}		−0.29	
r_{4-6}		+0.26	
r_{5-6}		−0.06 *	

Примечание. 1 — диаметр створки, 2 — число ребер в 10 мкм, 3 — отношение диаметра центрального поля к диаметру створки, 4 — число краевых подпертых выростов, 5 — число подпертых выростов на створке, 6 — число сосочков на створке. Приведенные значения коэффициентов корреляции достоверны при 0.05 уровне значимости, отмеченные звездочкой — недостоверны.

коэффициента корреляции варьировала от 0.18 (*C. pseudostelligera*) до 0.47 (*C. kuetzingiana*), составляя в среднем по всем видам 0.35. Если считать, что таксономический коэффициент должен состоять из наименее связанных признаков, то изученные элементы могут быть использованы как диагностические. Их можно представить с учетом средней величины уровня связи в следующем порядке по нисходящей таксономической ценности: отношение диаметра центрального поля к диаметру створки, число ребер в 10 мкм, число подпертых выростов на створке, число краевых подпертых выростов, диаметр створки.

Интерпретацию полученных коэффициентов корреляции проводили также с помощью метода корреляционных плеяд (Терентьев, 1959, 1960). Сечения корреляционных цилиндров и развернутые плеяды представлены на рис. 1, 2. Здесь четко прослеживается выпадение отдельных связей по мере подъема по корреляционному цилиндру. Элементы ультратонкого строения в корреляционной структуре занимают важное место, и на самых высоких уровнях связи чаще всего самой прочной оставалась связь диаметра створки с элементами ультраструктуры створки (рис. 1, *б*, *г*; 2, *а*, *б*).

В современной систематике диатомовых водорослей принципиальное значение приобрел вопрос о возможности использования в диагностических целях наряду с элементами микроструктуры данных электронной микроскопии по ультратонкому строению панциря (Kolbe, 1948, 1951; Okuno, 1954, 1975; Ross, 1963; Helmcke, 1966; Hasle, Heimdal, 1970; Round, 1970; Ross, Sims, 1972; Прошкина-Лавренко, 1974а, б; Макарова, 1976а, б). Биометрический анализ подтвердил таксономическую ценность элементов ультраструктуры и ясно показал, что точная видовая идентификация в роде *Cyclotella* возможна лишь при совместном использовании элементов микро- и ультраструктуры панциря.

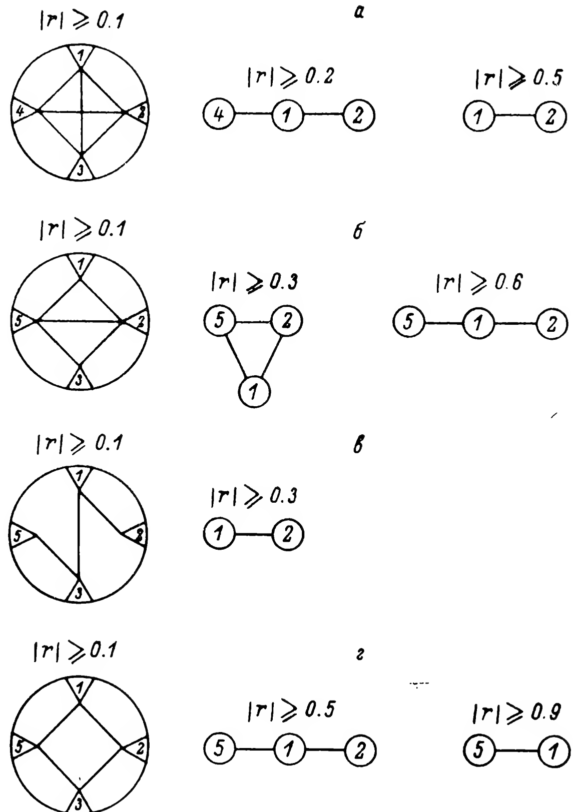


Рис. 1. Корреляционные плеяды некоторых видов рода *Cyclotella*.

а — *C. meneghiniana*, *б* — *C. atomus*, *в* — *C. pseudostelligera*, *г* — *C. comta*. *1* — диаметр створки, *2* — число ребер в 10 мкм, *3* — отношение диаметра центрального поля к диаметру створки, *4* — число подпертых выростов на створке, *5* — число краевых подпертых выростов, *r* — коэффициент корреляции.

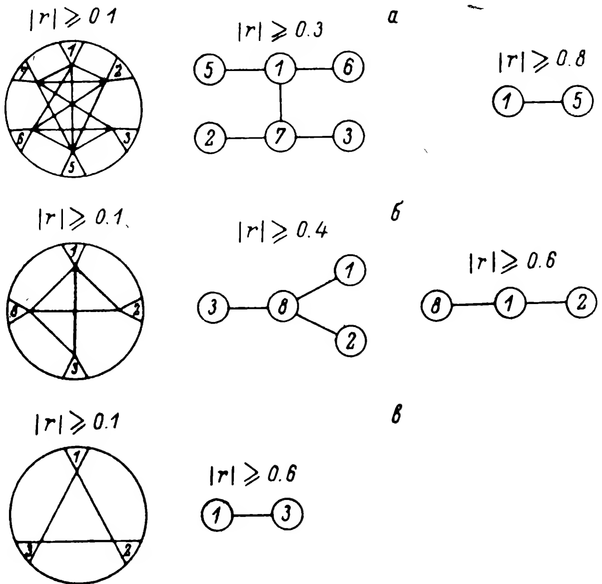


Рис. 2. Корреляционные плеяды некоторых видов рода *Cyclotella*.

а — *C. ocellata*, *б* — *C. kuetzingiana*, *в* — *C. comta* var. *glabriuscula*. *6*, *8* — число подпертых выростов на створке; *7* — число сосочков на створке. Остальные обозначения, как на рис. 1.

ЛИТЕРАТУРА

Виттенберг Г. Г. Трематоды сем. *Cyclocoelidae* и новый принцип их систематики. — Тр. Гос. инст. эксперим. ветеринар., 1923, т. 1, № 1, с. 84—142. — *Голлербах М. М., Окснер А. Н.* Актуальные проблемы изучения низших растений. — Тез. докл. V делегат. съезда ВБО. Киев, 1973, с. 290—292. — *Диатомовые* водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР, т. 4. М.: Сов. наука, 1951. 619 с. — *Лавренко Е. М., Федоров А. А.* Состояние и перспективы развития ботанической науки в СССР. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 3, с. 316—330. — *Макарова И. В.* Новые данные о морфологии нескольких видов рода *Thalassiosira* Cl. из Тихого океана, изученные с помощью трансмиссионного электронного микроскопа. — Бот. журн., 1976а, т. 61, № 5, с. 605—610. — *Макарова И. В.* Морфологическая изменчивость панциря некоторых видов рода *Thalassiosira* Cl. и ее таксономическое значение. — Бот. журн., 1976б, т. 61, № 11, с. 1589—1594. — *Прошкина-Лавренко А. И.* О таксономии диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1974а, т. 59, № 6, с. 895—901. — *Прошкина-Лавренко А. И.* Принципы систематики диатомовых водорослей. — В кн.: Диатомовые водоросли СССР, т. 1. Л.: Наука, 1974б, с. 45—49. — *Смирнов Е. С.* Анализ распределения и соотношения признаков в систематических категориях. — Докл. Рос. АН, 1924, т. IV—VI, с. 81—84. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 612 с. — *Терентьев П. В.* Метод корреляционных плеяд. — Вестн. ЛГУ, 1959, № 15, с. 137—141. — *Терентьев П. В.* Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд. — В кн.: Применение математических методов в биологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1960, с. 27—36.— *Шмидт В. М.* Биометрический метод в ботанической систематике. — Бот. журн., 1964, т. 49, № 1, с. 85—93. — *Hasle G. R., Heimdal B. R.* Some species of the centric diatom genus *Thalassiosira* studied in the light and electron microscopes. — Nova Hedw., 1970, Beih. 31, S. 543—581. — *Helmcke J. C.* Gedanken bei der Betrachrung von Diatomeenchalen im elektronenmikroskopischen Bild. — Forsch. und Fortchr., 1966, t. 40, N 1, p. 8—14. — *Huber-Pestalozzi G. G.* Das Phytoplankton des Susswassers. 1942, Bd 16, T. 2, Hf 2. 550 S. — *Kolbe R. W.* Elektronenmikroskopische Untersuchungen von Diatomeenmembranen. I. — Ark. Bot., 1948, Bd 33A (17), S. 1—21. — *Kolbe R. W.* Elektronenmikroskopische Untersuchungen von Diatomeenmembranen. II. — Svensk Bot. Tidskr., 1951, Bd 45, Hf 4, S. 636—648. — *Okuno H.* Electron—microscopic fine structure of fossil diatoms. I. — Trans. Proc. Palaeontol. Soc. Japan, n. s., 1954, N 13, p. 125—130. — *Okuno H.* The fine structure of the frustules *Bacillariophyta*. — Adv. Phycol. Japan, Jena, 1975, p. 97—113. — *Ross R.* Ultrastructure research as aid in the classification of diatoms. — An N. Y. Acad. Sci., 1963, vol. 108, N 2, p. 396—411. — *Ross R., Sims P. A.* The fine structure of the frustule in centric diatoms: a suggested terminology. — Br. Phycol. J., 1972, N 7, p. 139—163. — *Round F. E.* The delineation of the genera *Cyclotella* and *Stephanodiscus* by light microscopy transmission and reflecting electron microscopy. — Nova Hedw., 1970, Beih. 31, p. 591—604.

Институт биологии внутренних вод АН СССР,
Борок Ярославской обл.

Получено 5 I 1982.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.29 (—925.16)

Т. В. Макрый

CETRARIA RASSADINAE — НОВЫЙ ВИД ЛИШАЙНИКА ИЗ ПРИБАЙКАЛЬЯ

T. V. MAKRYI. *CETRARIA RASSADINAE* — A NEW LICHEN SPECIES FROM PRIBAIKALYE

Приводится диагноз нового для науки вида лишайника из Прибайкалья *Cetraria rassadinae*, представленного тремя формами f. *rassadinae*, f. *gracilis* и f. *terrestris*. *C. rassadinae* сравнивается с видом *C. nigricans*.

При обработке коллекции лишайников из Прибайкалья, собранной нами в 1974—1979 гг., а также коллекции, собранной в 60-х гг. В. М. Бурковой на Становом нагорье, был выявлен новый вид из рода *Cetraria*.

Cetraria rassadinae T. Makryi sp. nov.[1] — Thallus fruticulosus, 1.5—2 (2.5) cm altus, ramosus, cartilagineus, fragilis, caespites compactos ad 20 cm in diam. et majores formans. Lobi 1—3 mm lati, tubuloso-convoluti vel irregulariter subcanaliculati, hinc inde subplani vel foveolati, marginibus inaequalibus, ramificationibus lobulisque lateralibus parvulis numerosis, aculeolis vel ciliis terminatis ornatis. Cilia numerosa, marginalia (interdum ad superficiem inferiorem in greges haud magnos congesta), 0.5—2 mm longa, saepe dichotome vel irregulariter ramosa, apice pycnidiis vel interdum fasciculo pilorum alborum ornata. Lobi basi flavidobrunnei, aurantiaco-brunnei vel atro-fusci, interdum supra basin stria rubeola notati, supra pallide virides, fuscidulo-olivacei vel atro-fusci, opaci vel subnitidi, subtus pallidiores, albi vel pallide fusci, plus minusve nitidi, pseudocyphellis albis numerosis praediti. Pseudocyphellae maculatae, marginales et superficiales, planae vel convexae, prope basin plerumque erumpentes. Stratum corticale superius 30—75 µm crassum. Stratum medullare irregulariter evolutum, tenue vel crassum, interdum interruptum, strato algarum incluso 75—210 µm crassum. Algae sub strato corticali superiore plerumque congestae, stratum bene evolutum ad 25 µm crassum interdum formantes, vel per medullam totam et in gregibus parvulis sub strato corticali inferiore dispositae. Stratum corticale inferius 35—85 µm crassum. Apothecia rara, 2—10 mm in diam., disco atro-brunneo convexo, margine thallode tenui ciliato. Hymenium 40—50 µm crassum, hypothecium 30—40 µm crassum; paraphyses septatae, 45×1.8 µm; asci clavati, 35—45×8.5—11 µm. Sporae ellipticae, 6—7×3—3.5 µm. Pycnoconidia baculiformia, 6.5—8.5×1 µm. Cortex et medulla in K, C, KC et Pd immutati, in I stratum corticale inferius violascens, dein roseolo-lilacinum (fig. 1).

Typus: URSS, Sibiria Orientalis, regio Irkutensis, distr. Kazaczinsko-Lenensis, jugum Bajkalense, prope montem Czerskii, regio subalpina, 1200 m s. m., vallis rivuli Dlinnyj dicti et fl. Kurkulae (Lenensis), prato-tundra subalpina, in mole erratica (calcarea dolomitica), 29 VII 1979, T. V. Makryi. In Horto Botanico Sibiriae Centralis, Sectionis Sibiricae Acad. Sci. URSS (Novosibirsk), isotypus in Instituto Botanico Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur.

Affinitas. Inter species nobis cognitas species nova soli *C. nigricanti* Nyl. accedit, a qua ciliis longis rhisoideis nullis, marginibus loborum inaequalibus,

[1] Назван в честь К. А. Рассадиной — первого исследователя лихенофлоры Прибайкалья, монографа рода *Cetraria* в СССР.

ramificatione, pseudocyphellis in facie inferiore sitis, necnon basibus loborum flavido-brunneis differt.

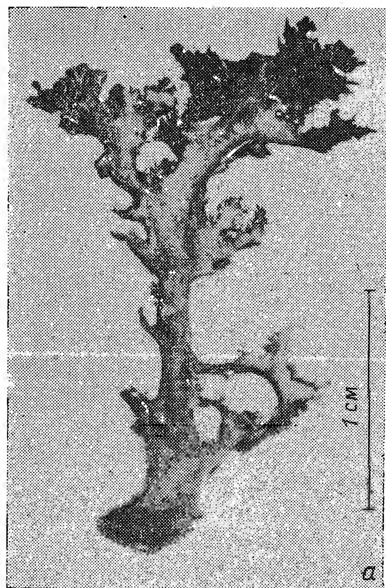
Слоевище кустистое, 1.5—2 (2.5) см выс., разветвленное, хрящеватое, ломкое, образующее плотные куртинки до 20 см в диам. и более. Лопасти 1—3 мм шир., от трубчато сворачивающихся до слабо неравномерно желобчатых, местами почти плоских или ямчатых. Края лопастей неровные, с многочисленными небольшими боковыми ответвлениями и лопастинками, заканчивающимися шипиками и ресничками. Реснички многочисленные, краевые (иногда развиваются небольшими группами на нижней поверхности), 0.5—2 мм дл., часто дихотомически или неправильно разветвленные, на концах с пикнидиями или иногда с пучками белых волосков. Основания лопастей от желтовато-коричневых, оранжево-коричневых до темно-бурых, иногда с красноватой полоской при переходе от основания к верхней части слоевища. Верхняя поверхность светло-зеленая, буровато-оливковая до темно-бурой, матовая или слегка блестящая. Нижняя светлее верхней, от белой до светло-бурой, более или менее блестящая, с многочисленными белыми мучнистыми псевдоцифеллами. Псевдоцифеллы пятнистые, краевые и поверхностные, плоские или выпуклые, ближе к основанию обычно прорывающиеся. Верхняя кора 30—75 мкм толщ. Сердцевинный слой неравномерно развит, тонкий до толстого, иногда прерывистый, вместе с водорослевым слоем 75—210 мкм толщ. Водоросли концентрируются в основном под верхней корой, иногда образуя хорошо развитый водорослевый слой до 25 мкм толщ., или распределены по всей сердцевине и небольшими скоплениями под нижней корой. Нижняя кора 35—85 мкм толщ. Апотеции встречаются редко, 2—10 мм в диам., с выпуклым темно-коричневым диском и тонким реснитчатым слоевищным краем. Гимений 40—50 мкм толщ., гипотеций 30—40 мкм толщ.; парафизы септированные, 45×1.8 мкм; сумки булавовидные, $35—45 \times 8.5—11$ мкм. Споры эллипсоидные, $6—7 \times 3—3.5$ мкм. Пикноконидии палочковидные, $6.5—8.5 \times 1$ мкм. Кора и сердцевина от K, C, KC и Pd в окраске не изменяются, от иода (I) нижняя кора окрашивается в фиолетовый, переходящий в розовато-лиловый цвет (рис. 1).

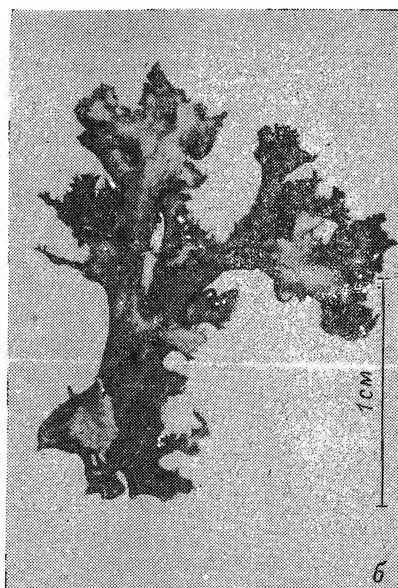
Т и п: СССР, Восточная Сибирь, Иркутская обл., Казачинско-Ленский р-н, Байкальский хребет, район горы Черского, подгольцовый пояс, 1200 м над ур. м., долина ручья Длинного и р. Куркулы (Ленской), субальпийская луготундра, на валуне (доломитовый известняк), 29 VII 1979, Т. В. Макрый. Хранится в Центральном сибирском ботаническом саду СО АН СССР (Новосибирск), изотип — в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) (Ленинград).

П а р а т и п (paratypus): СССР, Восточная Сибирь, Иркутская обл., Казачинско-Ленский р-н, Байкальский хребет, район горы Черского, подгольцовый пояс, 1300 м над ур. м., седловина между р. Гаревой и р. Куркулой (Ленской), берег карового озера, субальпийский луг, на замшелом валуне, 30 VII 1979, Т. В. Макрый.

Р о д с т в о. Из известных нам видов *C. rassadinae* приближается только к *C. nigricans* Nyl., от которой отличается отсутствием длинных ризоидальных ресниц, неровными краями лопастей, характером ветвления, строением псевдоцифелл, а также желтовато-коричневыми основаниями лопастей. Основные морфологические признаки, различающие эти виды, приведены ниже.

C. rassadinae	*C. nigricans*
1. Края лопастей без длинных рассеянных ризоидальных ресниц, неровные, с многочисленными краевыми лопастинками	1. Края лопастей с длинными рассеянными ризоидальными ресницами, более или менее ровные, с единичными краевыми лопастинками
2. Концы лопастей расширенные, трижды-, четырежды неравномерно разветвленные	2. Концы лопастей узкие, вильчато разветвленные
3. Псевдоцифеллы краевые и поверхностные, пятнистые	3. Псевдоцифеллы краевые, узкие, щелистые, неясные
4. Основания лопастей желто-коричневые до оранжево-коричневых, иногда с красноватой полоской при переходе к верхней части слоевища	4. Основания лопастей кроваво-красные до коричнево-красных





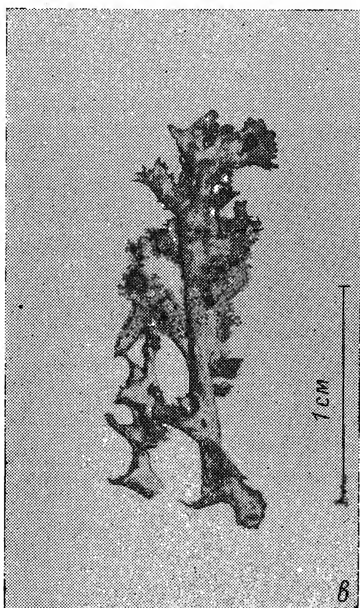


Рис. 1. *Cetraria rassadinae* f. *rassadinae* (*а—б*) и f. *gracilis* (*в*).

C. rassadinae — очень полиморфный вид. Мы выделили три формы, различающиеся между собой габитусом, толщиной сердцевинного и коровых слоев и характером распределения водорослей.

F. *rassadinae*. — Thallus crassus, irregulariter ramosissimus, lobis latis perplexis, opacus. Pseudocyphellae convexae. Stratum corticale superius 55—75 μm crassum. Stratum medullare bene evolutum, crassum, (100)120—185 μm crassum, strato algarum incluso ad 210 μm crassum. Algae sub strato corticali superiore congestae, stratum bene evolutum ad 25 μm crassum formantes, interdum in medulla et in gregibus parvulis sub strato corticali inferiore dispositae. Stratum corticale inferius 75—85 μm crassum.

Слоевище толстое, сильно неправильно разветвленное, с широкими перепутанными лопастями, матовое. Псевдоцифеллы выпуклые. Верхняя кора 55—75 мкм толщ. Сердцевинный слой хорошо развит, толстый, (100)120—185 мкм толщ., вместе с водорослевым слоем до 210 мкм толщ. Водоросли сконцентрированы под верхней корой, образуя хорошо развитый водорослевый слой до 25 мкм толщ., изредка водоросли встречаются в сердцевине и неболь-

шими скоплениями под нижней корой. Нижняя кора 75—85 мкм толщ. (рис. 1, *а*, *б*).

F. ***gracilis*** **T. Makryi f. nov.** — Thallus tenuis, gracilis, regulariter ramosus, lobis vix perplexis, levis, nitidus. Pseudocyphellae planae. Stratum corticale superius 30—40 μm crassum. Stratum medullare vix evolutum, unacum algis 75—85 μm crassum. Algae plerumque per totam medullam dispersae vel sub strato corticali superiore stratum tenue formantes. Stratum corticale inferius 35—40 μm crassum.

T y p u s: URSS, Sibiria Orientalis, RSSA Burjatia, distr. Bajkalensis Borealis, jugum Bajkalense, in fluxu superiore fl. Reli, regio silvestris, 900 m s. m., in silva (*Pinus sibirica* unacum *P. pumila*) fruticuloso-lichenosa, ad lapidem arena subtili, 24 VIII 1978, T. V. Makryi. In Horto Botanico Sibiriae Centralis, Sectionis Sibiricae Acid. Sci. URSS (Novosibirsk), isotypus in Instituto Botanico Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur.

A forma typica strato medullari regulari vix evoluto (75—85 μm crasso), necnon stratis corticalibus superiore et inferiore tenuissimis (30—40 μm crassis) differt.

Слоевище тонкое, стройное, равномерно разветвленное, со слабо перепутанными лопастями, гладкое, блестящее. Псевдоцифеллы плоские. Верхняя кора 30—40 мкм толщ. Сердцевинный слой слабо развит, вместе с водорослями 75—85 мкм толщ. Водоросли большей частью распределены по всей сердцевине или концентрируются тонким слоем под верхней корой. Нижняя кора 35—40 мкм толщ. (рис. 1, *в*).

Т и п: СССР, Восточная Сибирь, Бурятская АССР, Северо-Байкальский р-н, Байкальский хребет, верховье р. Рели, лесной пояс, 900 м над ур. м., кедровник с кедровым стлаником кустарничково-лишайниковый, на камне с мелкоземом 24 VIII 1978, Т. В. Макрый. Хранится в Центральном сибирском ботаническом саду СО АН СССР (Новосибирск), изотип — в БИНе.

От типовой формы отличается слабо развитым равномерным сердцевинным слоем 75—85 мкм толщ., и очень тонкой верхней и нижней корой 30—40 мкм толщ.

П а р а т и п ы (paratypi): Восточная Сибирь: Бурятская АССР, Северо-Байкальский р-н: Байкальский хребет, верховье р. Рели, лесной пояс, 900 м над ур. м., кедровник с кедровым стлаником кустарничково-лишайниковый, на почве в покрове, 24 VIII 1978, Т. В. Макрый; хр. Унгдар, подгольцовый пояс, 1500 м над ур. м., лиственничные редины кедровостланиковые лишайниковые, в покрове, 16 VIII 1974, Т. В. Макрый; Северо-Муйский хребет, верховье ручья Девочанды, подгольцовый пояс, заросли кедрового стланика на каменной россыпи, на почве, 17 VII 1965, В. М. Буркова; Иркутская обл., Казачинско-Ленский р-н, предгорья Байкальского хребта, между р. Умбеллой и р. Кунермой, сосново-березовый лес можжевельниковый мохово-лишайниковый, на камне с мелкоземом, 14 VI 1977, Т. В. Макрый; там же, склон северо-восточной экспозиции, 800 м над ур. м., каменная россыпь, на камне с мелкоземом и в расщелинах между камнями, 15 VI 1977, Т. В. Макрый.

F. ***terrestris*** **T. Makryi f. nov.** — Thallus tenuis, cartilagineus, fragilissimus, lobis elongatis angustis perplexis, opacus. Pseudocyphellae convexae ad verruculosas. Stratum corticale superius 35—50 (75) μm crassum. Stratum medullare algis inclusis irregulare, interruptum, 0—100 (120) μm crassum. Algae sub strato corticali superiore plerumque congestae vel per medullam totam (in partibus tenuibus) dispositae. Stratum corticale inferius 50—55 (85) μm crassum.

T y p u s: URSS, Sibiria Orientalis, regio Irkutensis, distr. Kazaczinsko-Lenensis, planities montana Sibiriae Mediae, in viciniis pagi Kazaczinskoje, loca ripae dextrae fl. Kirengae adjacentia, declive australe abruptum rupibus calcareis dolomiticis primigeniis haud profunde jacentibus, pinetum lichenosum, in tegumento ad stratum soli tenue, 1 VIII 1977, T. V. Makryi. In Horto Botanico Sibiriae Centralis, Sectionis Sibiricae Acad. Sci. URSS (Novosibirsk), isotypus in Instituto Botanico Acad. Sci URSS (Leningrad) conservatur.

A forma typica thallo fragilissimo, lobis elongatis angustis, strato medullari irregulari interrupto (0—100 (120) μm crasso), necnon stratis corticalibus superiore et inferiore tenuioribus (35—55 μm crassis) differt.

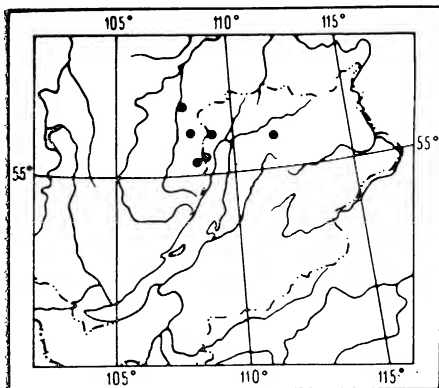


Рис. 2. Карта ареала *Cetraria rassadinae*.

Слоевище тонкое, хрящеватое, очень ломкое, с удлиненными узкими перепутанными лопастями, матовое. Псевдоцифеллы выпуклые до бородавчатых. Верхняя кора 35—50 (75) мкм толщ. Сердцевинный слой вместе с водорослями развит неравномерно, прерывисто, 0—100 (120) мкм толщ. Водоросли сконцентрированы в основном под верхней корой или распределены по всей сердцевине, там где она тонкая. Нижняя кора 50—55 (85) мкм толщ.

Т и п: СССР, Восточная Сибирь, Иркутская обл., Казачинско-Ленский р-н, Средне-Сибирское плоскогорье, окрестности с. Казачинского, правобережье р. Киренги, крутой южный склон с близким залеганием коренных доломитовых известняков, сосняк лишайниковый, в покрове на тонком слое почвы, 1 VIII 1977, Т. В. Макрый. Хранится в Центральном сибирском ботаническом саду СО АН СССР (Новосибирск), изотип — в БИНе.

От типовой формы отличается очень ломким слоевищем с удлиненными узкими лопастями, неравномерно развитым прерывистым сердцевинным слоем 0—100 (120) мкм толщ., а также более тонкой верхней и нижней корой 35—55 мкм толщ.

П а р а т и п (paratypus): Восточная Сибирь, Иркутская обл., Казачинско-Ленский р-н, Средне-Сибирское плоскогорье, окрестности с. Казачинского, правобережье р. Киренги, крутой южный склон с близким залеганием коренных доломитовых известняков, сообщество из толокнянки, тимьяна, кошачьей лапки, небольшими куртинками, 23 VI 1979, Т. В. Макрый.

В исследованном районе *C. rassadinae* встречается не часто (см. карту ареала — рис. 2), однако в местах произрастания бывает довольно обильна, образуя чистые коврики до 1 м в диам. По нашим наблюдениям, этот вид тяготеет к карбонатным субстратам, где, как правило, очень хорошо развит. Бóльшую часть материала мы собрали в подгольцовом и верхней части лесного поясов Байкальского хребта. Особенно пышное разрастание вида (f. *rassadinae*) мы наблюдали в субальпийских растительных сообществах в районе горы Черского на северо-западном более влажном склоне Байкальского хребта, который в значительной степени подвергался горному оледенению и имеет выраженный альпийский рельеф.

Местонахождения *C. rassadinae* на Средне-Сибирском плоскогорье в районе с. Казачинского на коренных выходах доломитовых известняков, возможно, являются реликтовыми. В указанном районе в подобных местообитаниях на карбонатных склонах в долине р. Киренги встречаются некоторые альпийские и арктоальпийские виды, такие как *Campanula dasyantha* Bieb., *Cystopteris dickieana* R. Sim, *Dryas punctata* Juz., *Carex ericetorum* Poll. ssp. *melanocarpa* (Cham. ex Trautv.) Kük., которые Н. С. Водопьянова (1978) считала гляциальными реликтами.

Кустистые коричневые представители рода *Cetraria* изучены достаточно хорошо (Рассадина, 1945, 1948, 1949а, б, 1950, 1971; Kärnefelt, 1977, 1979). Находка в Прибайкалье нового вида, относящегося к этой группе лишайников, свидетельствует о слабой изученности лихенофлоры Сибири. Кроме того, следует указать, что различные формы *C. rassadinae* в природе очень напоминают такие обычные виды, как *C. delisei* (Bory) Th. Fr., *C. islandica* (L.) Ach., *C. nigricans* и *Cornicularia odontella* (Ach.) Röhl., поэтому он мог быть пропущен лихенологами при сборе материала.

ЛИТЕРАТУРА

Водопьянова Н. С. Материалы к флоре бассейна Киренги и верховьев Нижней Тунгуски. — В кн.: Флора Прибайкалья. Новосибирск: Наука, 1978, с. 115—173. — *Рассадина К. А.* О новом виде и новых формах *Cetraria*. — Бот. материалы. Отд. спор. раст. Бот.

ин-та АН СССР, 1945, т. 5, вып. 10—12, с. 133—137. — *Рассадина К. А.* К систематике и географии рода *Cetraria* в СССР. — Бот. журн., 1948, т. 33, № 1, с. 13—24. — *Рассадина К. А.* Новые виды и формы *Cetraria*. — Бот. материалы. Отд. спор. раст. Бот. ин-та АН СССР, 1949а, т. 6, вып. 1—6, с. 9—14. — *Рассадина К. А.* Заметка о *Cetraria nigricascens* Elenk. — Бот. материалы. Отд. спор. раст. Бот. ин-та АН СССР, 1949б, т. 6, вып. 1—6, с. 15—17. — *Рассадина К. А.* Цетрария (*Cetraria*) СССР. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 2, 1950, вып. 5, с. 171—304. — *Рассадина К. А.* Сем. *Parmeliaceae*. — В кн.: Определитель лишайников СССР, т. 1. Л.: Наука, 1971, с. 282—386. — *Kärnefelt I.* Three new species of brown fruticose *Cetraria*. — Bot. Notiser, 1977, vol. 130, N 2, p. 125—129. — *Kärnefelt I.* The brown fruticose species of *Cetraria*. — Opera Botanica, 1979, vol. 46, p. 150.

Центральный Сибирский ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 11 XII 1981.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (477)

Т. Л. Андриенко, С. Ю. Попович, Е. И. Прядко

НАХОДКИ НА СЛОВЕЧАНСКО-ОВРУЧСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ (УКРАИНСКОЕ ПОЛЕСЬЕ)

T. L. ANDRIENKO, S. YU. POPOVICH, E. I. PRYADKO. FINDINGS ON THE SLOVECHNO-OVRUCHER BLOCK (CENTRAL POLESSYE OF THE UKRAINE)

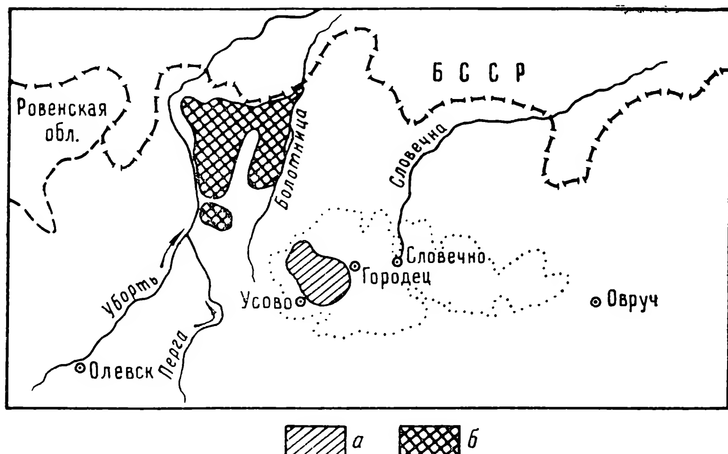
На Словечанско-Овручской возвышенности, уникальной по характеру растительности территории Украинского Полесья, обнаружен ряд редких видов — центрально-европейский *Carex pilulifera*, бореальные и арктобореальные *Listera cordata*, *Carex pauciflora*, *Huperzia selago*, *Phegopteris connectilis*, *Carex vaginata*, *C. dioica*.

Высказано предположение, что эта возвышенность — центр обитания не только известных здесь ранее теплолюбивых центрально-европейских реликтовых видов, но и более поздних, вероятно, валдайской эпохи, бореальных и арктобореальных.

Словечанско-Овручская возвышенность, известная со времен исследований А. П. Тутковского (Тутковський, 1923) как Словечанско-Овручский кряж, — одна из наиболее интересных в ботанико-географическом отношении территорий Украинского Полесья. Возвышенность как своеобразный остров выделяется среди окружающих низменных равнин, над которыми она поднимается на 50—60 м. Максимальная высота возвышенности достигает 320 м над ур. м. у пос. Словечно, постепенно понижаясь к востоку, около г. Овруча она равна 150 м (Маринич, 1963). Геологическую основу возвышенности составляют овручские кварциты. На южном склоне они перекрыты лёссом, в западной и северной частях лёсс отсутствует, здесь кварциты часто выходят на поверхность. В связи с этим на Словечанско-Овручской возвышенности, которая при физико-географическом районировании УССР выделяется как район Житомирского Полесья, вычленяются два подрайона — лёссовый, сейчас обезлесенный и эродированный, и денудационный, покрытый лесами (Маринич, Сирота, 1968).

Территория Словечанско-Овручской возвышенности издавна привлекала внимание ботаников особенностями своей растительности и флоры. В то время как окружающие ее территории покрыты типичными полесскими сосновыми лесами с небольшим участием дубово-сосновых лесов, на самой возвышенности преобладают дубово-грабовые леса и их производные — березово-грабовые на повышенных участках или дубово-сосновые в нижних частях склонов. Сосновые леса встречаются лишь по подножию возвышенности. Богата и разнообразна флора этой небольшой территории, насчитывающая 1180 видов (Смик, 1965), в то время как флору Украинского Полесья в целом составляет 1998 видов, в том числе 1400 видов дикорастущих растений. На Словечанско-Овручской возвышенности был обнаружен ряд редких для флоры УССР видов (Смик, 1964, 1965; Смык, 1965). Это в основном центрально-европейские виды — *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl.,[1] *Hedera helix* L., *Betula obscura* A. Kotula и некоторые другие. В последнее время найден вид, определяемый как *Quercus polycarpa* Schur (Ивченко, 1981). Все эти находки были сделаны в западной части возвышенности на территории Кованского лесничества Словечанского лесхоз-

[1] Названия сосудистых растений приводятся по С. К. Черепанову (1981), лиственных мхов — по В. М. Мельничуку (1970), сфагновых — по Л. И. Савич-Любицкой и З. Н. Смирновой (1970).



Картосхема района исследований.

а — территория проектируемого филиала Полесского биосферного заповедника на Словечанско-Овручской возвышенности, *б* — территория Полесского заповедника.

зага, где для охраны редких видов, главным образом дуба скального, были созданы два памятника природы — урочища Каменная горка и Корниев.

При проектировании на территории Украинского Полесья Полесского биосферного заповедника в его состав намечено включить западную часть Словечанско-Овручской возвышенности площадью около 12 тыс. га (см. рисунок). Она будет охватывать преимущественно лесные массивы Усовского и Городецкого, в небольшой мере — Кованского и Листвинского лесничеств Словечанского лесхоззага. В 1982 г., исследуя территорию проектируемого биосферного заповедника, мы детально изучили растительность и флору этой части возвышенности, находящейся между селами Кованка, Усово и Городец Овручского р-на Житомирской обл., и составили геоботаническую карту. При проведении исследований был обнаружен ряд редких для этого и смежных регионов видов. Среди них один центрально-европейский вид *Carex pilulifera* L. и ряд бореальных, южная граница сплошного распространения которых проходит в основном в южной части таежной зоны, — *Listera cordata* (L.) R. Br., *Carex pauciflora* Lightf., *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart., *Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt, *Carex vaginata* Tausch, *C. dioica* L.

Ареал *Carex pilulifera* [2] охватывает Среднюю и Атлантическую Европу и Скандинавию. В СССР этот вид изредка встречается в северо-западных регионах, а на территории Украины — почти исключительно в Карпатах, где представляет собой типичный вид полонинских мелкозлаковых лугов. На равнинной части Украины и в Белоруссии он очень редок. По данным гербариев Института ботаники АН УССР и Львовского университета, на Украине вид собирали, кроме Предкарпатья, лишь в окрестностях г. Корца Ровенской обл. в довоенный период. Для Украинского Полесья вид долгое время не указывали, однако недавно Н. Н. Бортняк (1984) обнаружил его на севере Киевской обл. В Белоруссии в ее западной части имеется несколько изолированных местонахождений вида (Козловская, Парфенов, 1972).

На Словечанско-Овручской возвышенности вид был обнаружен в Городецком лесничестве, на просеке между кв. 38 и 44 единичными куртинами в полосе березово-дубового леса орляково-черничного. Пока не удалось установить экологическую приуроченность вида на равнине; что касается Белоруссии, то он приводится для сосновых лесов, а в Киевской обл. был собран на лугу. Несомненно лишь его тяготение к относительно осветленным участкам.

Из найденных на возвышенности бореальных видов бóльшая их часть принадлежит к таежным видам, которые встречаются преимущественно в верхнем лесном поясе Карпат — горном аналоге тайги. На равнине УССР такие виды

[2] *Carex pilulifera*, *C. vaginata* определены Ю. Е. Алексеевым, за что авторы очень признательны ему.

крайне редки или найдены нами впервые. К ним относятся *Listera cordata*, *Carex pauciflora*, *Huperzia selago*, *Phegopteris connectilis*. *Carex vaginata* крайне редок и на равнине и в горах, *C. dioica* встречается преимущественно на равнине.

Listera cordata — арктобореальный вид, основные части его ареала находятся в северо-западной Европе и в Северной Америке. В европейской части СССР граница сплошного распространения проходит в южной части тайги, где его местонахождения единичны (Козловская, Парфенов, 1972). На Украине вид до сих пор собирали изредка лишь в Карпатах, где он приурочен к тенистым влажным, часто заболоченным лесам на высоте от 600 до 1400 м. В Усовском лесничестве (кв. 6) *L. cordata* произрастал тоже на заболоченных участках близ границы с Кованским лесничеством (урочище Беспалово). Здесь в сосновом лесу молиниево-сфагновом обнаружены две куртины, включающие 10—12 экземпляров, половина из которых цвела. Сосны II бонитета достигали высоты 19—20 м; имели возраст 65—75 лет, сомкнутость 0.5—0.6. Разреженный подлесок высотой до 2 м образован *Salix cinerea* L. Покрытие травяно-кустарничкового яруса 40—45, доминанта — *Molinia caerulea* (L.) Moench — 20—25%. Этот ярус образуют как виды сфагновых болот — *Carex lasiocarpa* Ehrh., *Vaccinium uliginosum* L., *Oxycoccus palustris* Pers., *Eriophorum vaginatum* L., так и приуроченные к приствольным повышениям лесные виды — *Vaccinium myrtillus* L., встречающийся в значительном количестве (5—10%), *Trientalis europaea* L., *Equisetum sylvaticum* L. Моховой покров образован *Sphagnum magellanicum* Brid. и *S. fallax* (Klinggr.) Klinggr. У стволов встречаются куртины *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.

В урочище Беспалово произрастает и второй, довольно редкий болотный вид — *Carex pauciflora*. Этот бореальный циркумполярный вид, как и предыдущий, является «спутником ели». В европейской части СССР южная граница его распространения примерно совпадает с южной границей распространения ели. В Белорусском Полесье имеются его изолированные местонахождения, одно из них — в Припятском заповеднике.

На Украине *C. pauciflora* встречается преимущественно на горных болотах Карпат. На Украинском Полесье впервые он был обнаружен С. Н. Тюремновым (1931) на болоте Гвоздь у с. Рудня-Озерянская (теперь Олевский р-н Житомирской обл.), а позже его собирали на расположенном невдалеке Озерянском болоте. Последние сборы датируются 1957 г. После освоения этих болот новых местонахождений долгое время выявить не удавалось, поэтому на Украинском Полесье вид считался утраченным. На Словечанско-Овручской возвышенности, кроме урочища Беспалово, вид был обнаружен на болоте Кованского лесничества в кв. 43—44 на мелкоосоково-сфагновом участке, где в травяном покрове преобладали *Carex nigra* (L.) Reichard, *C. echinata* Murr., а в моховом — *Sphagnum subsecundum* Nees с куртинами *S. magellanicum*. В обоих местонахождениях *Carex pauciflora* встречался со значительной численностью, имел хорошую жизненность, плодоносил.

Huperzia selago — субарктобореальный вид, ареал которого охватывает Евразию и Северную Америку. В европейской части СССР южная граница сплошного распространения примерно совпадает с южной границей таежной зоны. Этот вид также спутник ели и на Украине в основном встречается в Карпатах и прилегающих областях, где имеет спорадическое распространение. В Украинском Полесье он встречается очень редко. Известно лишь шесть местонахождений, в основном давних («Червона книга Української РСР», 1980). Последние сборы были сделаны в 1974 г. близ южной границы Полесья — в Киевской обл. у с. Дмитровка Фастовского р-на, где вид произрастал по склону балки (Вавриш, Лихобабіна, 1975). На Словечанско-Овручской возвышенности вид был встречен в кв. 18 Городецкого лесничества на повышении с выходами кристаллических пород, где сохранились остатки старого дубового леса среди лесных культур сосны. На этом участке травяной покров нарушен, сейчас в нем доминирует *Agrostis canina* L. В неравномерном моховом покрове преобладал *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst. По сообщению Г. К. Смыка, вид отмечался им в нескольких урочищах на возвышенности.

Phegopteris connectilis — циркумполярный голарктический вид, часто произрастающий в горных лесах. В европейской части СССР южная граница ареала

проходит по территории Белоруссии, где он имеет спорадическое распространение. На Украине вид встречается преимущественно в Карпатах. На равнинной части он очень редок. В Полесье в довоенное время указывалось четыре давних местонахождения вида (Фомін, 1938). В послевоенное время вид в Украинском Полесье был нами обнаружен только однажды в 1981 г. на территории Полесского заповедника (Копыщенское лесничество), где рос во влажном молиниевом березово-ольховово-сосновом лесу. На Словечанско-Овручской возвышенности вид был найден в Городецком лесничестве (кв. 18) во влажной долинке ручья Пертницы, покрытой смешанным лесом из березы, сосны и дуба обыкновенного с единичными экземплярами *Quercus petraea* во II ярусе древостоя. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Vaccinium myrtillus* и *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, единично встречаются *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Lysimachia vulgaris* L., *Carex brizoides* L., *Oxalis acetosella* L. В этих условиях *Phegopteris connectilis* образует несколько больших куртин, имеет хорошую жизненность. В другом месте по берегу этого же ручья вид встречался в смешанном лесу из дуба, березы и ольхи с хорошо выраженным подлеском из лещины и разреженным травостоем, основу которого составляли *Carex brizoides*, *Vaccinium myrtillus*, *Oxalis acetosella*. Здесь также *Phegopteris connectilis* рос отдельными куртинами. В целом, анализируя условия местопроизрастания вида в Полесском заповеднике и на Словечанско-Овручской возвышенности, можно сказать, что во влажных смешанных лесах он находится в благоприятных для себя условиях.

Carex vaginata — циркумбореальный вид, ареал которого почти сплошным кольцом опоясывает северное полушарие. Вид встречается в северной и средней частях Европейской равнины, на территории Белоруссии вид уже очень редок. По данным Гербария Института экспериментальной ботаники АН БССР, сборы этого вида имеются из трех пунктов: Брестской, Витебской и Гомельской областей, по данным Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, существуют давние сборы из Могилевской и Минской областей. Наиболее близкое к территории УССР местопроизрастание вида обнаружено в Добрушском р-не около г. Добруша. На Украине было известно только одно местонахождение вида в равнинной части — в окрестностях Киева, Пуща-Водица, болото по р. Кожурцы (1928 г., сборы Е. Полонской), которое сейчас, вероятно, уже не существует. В Карпатах давно указывались местонахождения вида на Черногоре. В послевоенное время вид на территории УССР не собирался и само его существование во флоре Украины было сомнительным. На Словечанско-Овручской возвышенности вид был обнаружен в двух местах, удаленных друг от друга на 7—8 км. Первое из них находится в кв. 6 Усовского лесничества, где были собраны *Listera cordata* и *Carex pauciflora*. Второе выявлено в кв. 27 Листвинского лесничества на небольшом лесном болоте среди массива дубово-соснового леса. Болото образовалось в небольшом понижении вследствие застоя воды. Древостой смешанный, из ольхи, сосны и березы, негустой (50%), травостой образован в основном болотными видами с преобладанием в обводненном центре участка *Scirpus sylvaticus* L. (20—25%), по периферии — *Carex vaginata* (10—15%), с единичной встречаемостью *Juncus effusus* L., *Lysimachia vulgaris*, *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth, *Molinia caerulea*, *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. Из лесных видов отмечена черника. На периферии болота, где растет *Carex vaginata*, выражен сфагновый покров из *Sphagnum fallax*. Таким образом, в исследуемом районе *Carex vaginata* произрастает в заболоченных лесах, что вполне согласуется с экологией вида в целом, обитающего чаще всего по сырым, преимущественно смешанным, лесам, реже — по лесным лугам и опушкам.

Carex dioica — циркумполярный евразиатский вид. По Украинскому Полесью проходит южная граница его распространения (Андрієнко, Прядко, 1980). Основные местонахождения сосредоточены на Западном Полесье, в Волынской и Ровенской областях. В Житомирском Полесье обнаруженное местопроизрастание следует считать единственным реально существующим, так как два прежде описанных (окрестности городов Малина и Житомира) относятся к началу века. Мы сделали сборы вида в Кованском лесничестве (кв. 44) на межгрядовом мелкоосоково-сфагновом болоте вместе с *Carex pauciflora*. В густом (80%) травостое преобладают *Carex nigra*, *C. panicea* L., *C. flava* L., отмечены

Eriophorum gracile Koch, *Rhynchospora alba* (L.) Vahl, *Ranunculus flammula* L., *Oxycoccus palustris*, *Drosera intermedia* Hayne. Моховой покров образован *Sphagnum subsecundum* с примесью *S. fallax*.

Кроме указанных выше, мы собрали на Словечанско-Овручской возвышенности виды, имеющие спорадическое распространение в Украинском Полесье, — псевдоатлантический вид *Drosera intermedia*, центрально-европейский — *Juncus bulbosus* L., бореальный — *Juniperus communis* L., а также занесенные в Красную книгу Украинской ССР *Lycopodium annotinum* L., *Lilium martagon* L., *Listera ovata* (L.) R. Br., *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó, *Cephalanthera rubra* (L.) Rich.

Обнаруженные нами местонахождения редких видов свидетельствуют о том, что Словечанско-Овручская возвышенность является не только сосредоточением ряда центрально-европейских видов и центром формирования полесского ареала реликтового вида *Rhododendron luteum* Sweet (Кондратюк, 1950; Смик, 1965), но и реликтовым центром бореальных и арктобореальных видов. Кроме вышеназванных к ним принадлежит и обнаруженный здесь ранее Смыком (1966) субарктобореальный вид *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., крайне редкий для Украинского Полесья. Эти виды, по всей вероятности, проникли на территорию, окружающую эту возвышенность, в наиболее холодную валдайскую эпоху и далее с подножия расселились по межгрядовым заболоченным понижениям и долинам водотоков. Здесь они сумели сохраниться вместе с более ранними реликтовыми видами, занимающими до настоящего времени в основном повышенные элементы рельефа.

Наши находки подтверждают научную ценность растительного мира Словечанско-Овручской возвышенности — уникального уголка природы Полесья. Мы считаем, что еще до организации на этой территории филиала биосферного заповедника следует создать здесь заказник республиканского значения, который бы охватывал наиболее ценные участки растительности и местопроизрастания указанных нами редких видов.

Гербарные сборы редких видов переданы в Гербарий Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР.

ЛІТЕРАТУРА

Андрієнко Т. Л., Прядко О. І. Поширення та еколого-ценотичні особливості *Carex dioica* L. та *C. chordorrhiza* Ehrh. на Україні. — Укр. бот. журн., 1980, т. 37, № 3, с. 7—10. — *Бортняк М. М.* Рід *Carex* L. у флорі Київської області. — Укр. бот. журн., 1984, т. 41, № 1, с. 55—59. — *Савриш П. О., Лихобабіна Є. П.* Нові місцезнаходження *Huperzia selago* (L.) Bernh. на території Українського Полісся. — Укр. бот. журн., 1975, т. 32, № 3, с. 342—343. — *Ивченко И. С.* О *Quercus polycarpa* (*Fagaceae*) в связи с новыми местонахождениями на западе Украинской ССР. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 10, с. 1476—1482. — *Козловская Н. В., Парфенов В. И.* Хорология флоры Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1972. 312 с. — *Кондратюк Е. Н.* Дикорастущая флора Житомирского Полесья и возможности ее использования в народном хозяйстве: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев, 1950. 20 с. — *Маринич А. М.* Геоморфология Южного Полесья. Киев: Изд-во Киев. гос. ун-та, 1963. 252 с. — *Маринич А. М., Сирота Н. Л.* Житомирское Полесье. — В кн.: Физико-географическое районирование Украинской ССР. Киев: Изд-во Киев. гос. ун-та, 1968, с. 52—76. — *Мельничук В. М.* Определитель лиственных мхов средней полосы и юга европейской части СССР. Киев: Наук. думка, 1970. 144 с. — *Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н.* Определитель сфагновых мхов СССР. Л.: Наука, 1970. 112 с. — *Смик Г. К.* Цікаві флористичні знахідки на Овруцько-Словечанському кряжі. — Укр. бот. журн., 1964, т. 21, № 4, с. 101—102. — *Смик Г. К.* Нарис флори Овруцько-Словечанського кряжа. — Укр. бот. журн., 1965, т. 22, № 4, с. 63—67. — *Смык Г. К.* Дуб скальный (*Quercus petraea* Liebl.) на Житомирском Полесье. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 8, с. 1130—1131. — *Смык Г. К.* Флора и растительные богатства Овручско-Словечанского кряжа: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев, 1966. 20 с. — *Тутковський А. П.* Словечансько-Овруцький кряж та узбережжя ріки Словечни. — Тр. Фіз.-мат. відд. Всеукр. АН, 1923, т. 1, вип. 1. — *Тюремнов С. М.* Про деякі нові знахідки в Українському Поліссі. — Вісн. Київ. бот. саду, 1931, т. 12—13, с. 75—77. — *Червона* книга Української РСР. Київ: Наук. думка, 1980. 504 с. — *Фомін О. В.* Родина *Polypodiaceae* R. Br. Справжні папоротеві. — В кн.: Флора УРСР. Київ: Вид-во АН УРСР, 1938, т. 1, с. 43—100. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 29 XII 1983.

УДК 581.9 (571.512) Бот. журн., т. 69, № 7

Н. М. Большаков

НОВЫЕ И РЕДКИЕ СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ ДЛЯ АНГАРО-ТУНГУССКОГО ФЛОРИСТИЧЕСКОГО РАЙОНА (КРАСНОЯРСКИЙ КРАЙ)

N. M. BOLSHAKOV. NEW AND RARE VASCULAR PLANTS OF ANGARO-TUNGUSKA FLORISTIC REGION (KRASNOYARSK REGION)

Сообщается о 16 новых и 5 редких для Ангаро-Тунгусского флористического района видах высших растений, собранных в бассейне среднего и нижнего течения р. Подкаменной Тунгуски. Род *Lysiella* (*L. oligantha*) и вид *Salix udensis* приводятся для Красноярского края впервые.

Летом 1980 г. автор с помощниками (Н. К. Ковтонюк, В. И. Николаева, В. И. Телегин, И. В. Иванов) в составе Среднесибирского ботанического отряда Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР (ЦСБС, Новосибирск) обследовали флору бассейна р. Подкаменной Тунгуски и в ее среднем и нижнем течении. По флористическому районированию Красноярского края («Флора Красноярского края», 1960) исследованная территория относится к Ангаро-Тунгусскому флористическому району, а по административному делению края — к Байкитскому р-ну Эвенкийского автономного округа. При определении собранной коллекции выявили ряд новых и редких видов растений. Гербарные образцы хранятся в Гербарии им. М. Г. Попова ЦСБС (NS).

Роды в списке расположены по системе Энглера, а виды — по алфавиту. Латинские названия растений даны по монографическим обработкам семейств во «Флоре Красноярского края» с учетом сводок С. К. Черепанова (1973, 1981).

Herminium monorchis (L.) R. Br. — Евразиатский бореальный вид. Самое северное местонахождение этого вида в Красноярском крае — в долине р. Подкаменной Тунгуски, окр. с. Байкит (Положий, 1967). Наша находка дополняет его ареал на северной границе: правобережье р. Подкаменной Тунгуски, окр. пос. Таимба, в заболоченной пойме р. Таимба между ее левыми притоками Гуявун и Мукдуннэли, 16 VII 1980, в фазе цветения.

Lysiella oligantha (Turcz.) Nevski. — Восточно-азиатский бореальный вид, являющийся представителем нового рода для Красноярского края. Ближайшие известные местонахождения — в западной части Иркутской обл. (Пешкова, 1979) и Тувинской АССР (Ханминчун, 1977; Ломоносова, 1978). Правобережье р. Подкаменной Тунгуски, окр. пос. Таимба, в елово-лиственничном моховом лесу по тропе от пос. Таимба к зимовью на р. Таимба, 15 VIII 1980, в фазе созревания плодов. Это местонахождение заметно отодвигает западную границу ареала вида в Сибири.

Dactylorhiza cruenta (O. F. Muell.) Soó. — Европейско-сибирский бореальный вид. В исследованном районе имеет северную границу ареала (Положий, 1967). Собран на северном пределе распространения в двух пунктах: окр. с. Байкит, на каменисто-скалистой террасе правобережья р. Подкаменной Тунгуски, 22 VI 1980, в фазе цветения; пос. Таимба, галечниковая пойма по левобережью р. Таимба близ охотничьей избушки, 15 VII 1980, в фазе цветения.

Salix cinerea L. — Европейско-западносибирский бореальный вид. В Красноярском крае севернее р. Ангары ранее не отмечался (Гудошников, 1967; Скворцов, 1968; Скворцов, Связева, 1977). Правобережье р. Подкаменной Тунгуски, окр. пос. Кузьмовка, на опушке смешанного леса близ болота, 25 VIII 1980. Это оторванный северо-восточный форпост распространения вида в Сибири.

S. lapponum L. — Европейско-западносибирский бореальный вид. Редкое растение в Красноярском крае. Восточная граница его ареала идет по линии устье р. Ангары—устье р. Нижней Тунгуски, не переходя на правобережье р. Енисей (Скворцов, 1968; Скворцов, Связева, 1977). Известен из окр. дер. Горское, сел Фатьяново и Мельничное (Гудошников, 1967). Собран дополнительно на левобережье р. Подкаменной Тунгуски, окр. пос. Кузьмовка, на осоковом болоте, 31 VIII 1980. Это местонахождение — один из восточных пунктов ареала вида за р. Енисей.

S. pentandra L. — Европейско-западносибирский бореальный вид. С. В. Гудошников (1967) отождествлял с ним восточно-азиатский бореальный вид *S. pseudopentandra* (B. Floder.) B. Floder. и приводил для всех районов Красноярского края, кроме арктических. Как и А. К. Скворцов (1960, 1968), мы установили, что эти виды морфологически четко отличимы даже в районе перекрывания их ареалов в бассейне р. Енисей. Встречается крайне редко: правобережье р. Подкаменной Тунгуски, окр. пос. Кузьмовка, на опушке смешанного леса, 25 VIII 1980.

S. udensis Trautv. et Mey. — Восточно-азиатский бореальный вид. Для флоры Красноярского края не указывался. Ближайшие местонахождения — северная часть Иркутской обл. (Петроченко, 1979) и западные районы Якутской АССР (Скворцов, 1968, 1974; Скворцов, Связева, 1977). Собран значительно западнее: правобережье р. Подкаменной Тунгуски, окр. пос. Таимба, по руслу высохшего ручья, 2 VIII 1980.

Chenopodium hybridum L. — Сорное растение с голарктическим ареалом. Вид обычен в южных районах Красноярского края (Гудошников, 1971). Окр. с. Байкит, на скалисто-каменистой террасе по правобережью р. Подкаменной Тунгуски, 26 VII 1980, в фазе созревания плодов. Этот пункт — северный форпост распространения вида в крае.

Ch. prostratum Bunge. — Центральноазиатско-сибирский сорный вид. Известен из южных степных районов Красноярского края (Гудошников, 1971). Правобережье р. Подкаменной Тунгуски, окр. с. Байкит, песчано-галечниковая пойма реки, 29 VII 1980, в фазе цветения. Самая северная находка на территории края.

Axyris amaranthoides L. — Евразиатский вид. Сорное растение, распространенное в южных районах Красноярского края (Гудошников, 1971). Левобережье р. Подкаменной Тунгуски, окр. пос. Ошарово, суходольный луг, 20 VII 1980, в фазе цветения. Самое северное местонахождение в крае.

Anemonoides reflexa (Steph.) Holub. — Евразиатский бореальный вид. Известен из южных и западных районов Красноярского края (Положий, Ревердатто, 1976). Обнаружен на правобережье р. Подкаменной Тунгуски, окр. пос. Таимба, на просеке в лиственнично-сосновом лесу, 11 VII 1980.

Ranunculus monophyllus Ovcz. — Евразиатский бореальный вид. Собран дважды на р. Ангаре в окр. сел Кежма и Рыбное (Положий, Ревердатто, 1976). Нами выявлен дополнительно на правобережье р. Подкаменной Тунгуски в окр. с. Байкит, в заболоченном елово-лиственничном лесу по правому берегу р. Байкит, 24 VII 1980, в фазе созревания плодов.

· *R. sceleratus* L. — Голарктический плюризональный вид. Указан только для южных и западных районов Красноярского края (Положий, Ревердатто, 1976). Левобережье р. Подкаменной Тунгуски, окр. пос. Ошарово, в мочажине на просеке в лиственнично-березовом лесу, 21 VII 1980, в фазе отцветания. Это местонахождение отодвигает на северо-восток границу ареала вида на территории края.

Fragaria vesca L. — Евразиатский бореальный вид. Обычен в южных районах Красноярского края; севернее р. Ангары весьма редок (Положий, Лошкарева, 1975). Нами собран однажды в окр. пос. Кузьмовка, на каменисто-скалистом правом берегу р. Подкаменной Тунгуски, в 5 км ниже деревни, 30 VIII 1980, в фазе плодоношения.

Circaea alpina L. — Голарктический бореальный вид. Известен из южных и юго-западных районов Красноярского края (Копанева, 1977). Правобережье р. Подкаменной Тунгуски, на берегу ручья близ озера в 12 км от с. Байкит вниз по течению реки, 5 VIII 1980, в фазе завязывания плодов. Это самое северное местонахождение вида на территории края.

Moneses uniflora (L.) A. Gray. — Голарктический бореальный вид. Указывается для южных, западных и северо-западных районов Красноярского края (Вылцан, 1977). Окр. пос. Таимба, в смешанном моховом лесу, 16 VII 1980; в сосновом лесу, 5 VII 1980, в фазе цветения; окр. с. Байкит, в моховом ельнике по берегу речки Байкит, 31 VII 1980.

Scutellaria galericulata L. — Голарктический бореальный вид. Отмечается для южных и западных районов Красноярского края (Быченникова, 1965).

Правобережье р. Подкаменной Тунгуски, на осоковой кочке у берега озера в 12 км от с. Байкит вниз по течению реки, 5 VIII 1980, в фазе цветения. Единственный из известных пунктов у северо-восточной границы ареала вида в крае.

Prunella vulgaris L. — Голарктический бореальный вид. Обычен в южных и юго-западных лесостепных районах Красноярского края (Быченникова, 1965). Правобережье р. Подкаменной Тунгуски, окр. пос. Кузьмовка, на разнотравно-злаковом лугу по берегу ручья, 21 VIII 1980, в фазе созревания плодов. Самое северное местонахождение на территории края.

Galeopsis bifida Boenn. — Евразиатский бореально-степной сорный вид. Отмечается для южных районов Красноярского края (Быченникова, 1965). Правобережье р. Подкаменной Тунгуски, окр. пос. Таимба, на пустыре, 16 VII 1980, в фазе цветения; окр. с. Байкит, на разнотравном лугу, 29 VII 1980, в фазе цветения; окр. пос. Кузьмовка, на разнотравно-злаковом пойменном лугу, 24 VIII 1980, в фазе созревания плодов.

Orobanche coerulescens Steph. — Евразиатский бореально-степной вид. Довольно часто встречается в степных и изредка в лесостепных районах юга Красноярского края (Курбатский, 1979). Правобережье р. Подкаменной Тунгуски, окр. пос. Таимба, на разнотравном суходольном лугу, 13 VII 1980. Самое северное местонахождение на территории края.

Galium trifidum L. — Евразиатский бореальный вид. Редкое растение в Красноярском крае, известное из его южных и западных районов (Вылцан, 1979). Правобережье р. Подкаменной Тунгуски, окр. пос. Таимба, в смешанном заболоченном лесу, 2 VII 1980, в фазе цветения. Самое северо-восточное местонахождение на территории края.

ЛИТЕРАТУРА

Быченникова Н. К. Сем. губоцветные. — В кн.: Флора Красноярского края, вып. 9. Новосибирск: Наука, 1965, с. 141—172. — *Вылцан Н. Ф.* Семейство *Pyrolaceae*. — В кн.: Флора Красноярского края, вып. 8. Томск: Изд-во ТГУ, 1977, с. 70—73. — *Вылцан Н. Ф.* Семейство *Rubiaceae*. — В кн.: Флора Красноярского края, вып. 9, ч. 2. Томск: Изд-во ТГУ, 1979, с. 45—50. — *Гудошников С. В.* Ивовые. — В кн.: Флора Красноярского края, вып. 5, ч. 1. Новосибирск: Наука, 1967, с. 57—122. — *Гудошников С. В.* Семейство *Chenopodiaceae*. — В кн.: Флора Красноярского края, вып. 5, ч. 2. Томск: Изд-во ТГУ, 1971, с. 40—54. — *Копанева Г. А.* Семейство *Onagraceae*. — В кн.: Флора Красноярского края, вып. 7. Томск: Изд-во ТГУ, 1977, с. 32—36. — *Курбатский В. И.* Семейство *Orobanchaceae*. — В кн.: Флора Красноярского края, вып. 9, ч. 2. Томск: Изд-во ТГУ, 1979, с. 37—39. — *Ломоносова М. Н.* Конспект флоры Уюкского хребта (Западный Саян). — В кн.: Систематика и география растений Сибири. Новосибирск: Наука, 1978, с. 41—106. — *Петроченко Ю. Н.* Семейство *Salicaceae*. — В кн.: Флора Центральной Сибири, т. 1. Новосибирск: Наука, 1979, с. 245—263. — *Пешкова Г. А.* Семейство *Orchidaceae*. — В кн.: Флора Центральной Сибири, т. 1. Новосибирск: Наука, 1979, с. 234—245. — *Положий А. В.* Ятрышниковые. — В кн.: Флора Красноярского края, вып. 4. Новосибирск: Наука, 1967, с. 34—50. — *Положий А. В., Лошкарева Л. Н.* Семейство *Rosaceae*. — В кн.: Флора Красноярского края, вып. 5, ч. 4. Томск: Изд-во ТГУ, 1975, с. 88—141. — *Положий А. В., Ревердатто В. В.* Семейство *Ranunculaceae*. — В кн.: Флора Красноярского края, вып. 5, ч. 3. Томск: Изд-во ТГУ, 1976, с. 41—114. — *Скворцов А. К.* Ива пятитычинковая и родственные ей виды. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1960, т. 65, вып. 3, с. 247—262. — *Скворцов А. К.* Ивы СССР. М.: Наука, 1968. 262 с. — *Скворцов А. К.* Семейство *Salicaceae*. — В кн.: Определитель высших растений Якутии. Новосибирск: Наука, 1974, с. 170—187. — *Скворцов А. К., Связева О. А.* Род *Salix* L. — В кн.: Ареалы деревьев и кустарников СССР, т. 1. Л.: Наука, 1977, с. 49—76. — *Флора* Красноярского края, вып. 6. Томск: Изд-во ТГУ, 1960. 94 с. — *Ханминчун В. М.* Конспект флоры хребта Восточный Танну-Ола. — В кн.: Растительный покров бассейна Верхнего Енисея. Новосибирск: Наука, 1977, с. 33—163. — *Черепанов С. К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). Л.: Наука, 1973. 668 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 22 II 1983.

УДК 582.738 (47+57) Бот. журн., т. 69, № 7

А. К. Сытин

ASTRAGALUS MUKUSIENSIS (*FABACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ СССР

A. K. SYTIN. *ASTRAGALUS MUKUSIENSIS* (*FABACEAE*) — A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF THE USSR

Сообщается о находке на территории СССР эндемичного для Армянского нагорья вида. Приводится число хромосом для него. Обсуждается систематическое положение данного таксона.

Astragalus mukusiensis Rech. fil. 1952, Symb. Bot. Upsal. 11, 5 : 19, fig. 8, 9; Chamberlain et Matthews 1970, in Davis, Fl. Turk. 3 : 205.

Тип: Турция, северо-западные хребты гор Хакяри, «Byn Ucum 20 km SV om Mukus 1900 m. ö. h. 21 juni 1939, John Frödin» (W!).

Вид был впервые обнаружен автором сообщения в конце лета 1981 г. в бассейне оз. Севан, в окрестностях г. Камо (АрмССР) и собран в фазе плодоношения. В начале лета 1982 г. при повторном посещении этого местообитания были собраны цветущие экземпляры. Обнаруженные растения удалось определить по серии образцов, собранных Б. К. Шишкиным в Турции из некоторых пунктов Армянского нагорья в 1916 г. и хранящихся в Гербарии Института ботаники АН Грузинской ССР (TBI). Эти растения были определены как *A. mukusiensis* И. П. Манденовой в 1973 г. по образцу, присланному из Эдинбурга (E) (Манденова, 1975).

Полученный нами типовой образец *A. mukusiensis*, хранящийся в Гербарии Естественно-исторического музея в Вене (W), подтвердил правильность определения Манденовой и позволил отнести растения из Армении к этому виду.

A. mukusiensis часто встречается на окружающих с северо-запада г. Камо невысоких, сильно нарушенных выпасом холмах, представляющих собой полого поднимающиеся предгорья восточного макросклона Гегамского хребта, сложенные неогеновыми андезито-базальтовыми лавами (1970—1990 м над ур. м.). *A. mukusiensis* входит в состав сомкнутого травостоя злаково-разнотравных лугов, пышно развивающихся среди искусственно орошаемых садов. В их состав входят *Medicago sativa* L., *Phleum pratense* L., *Dactylis glomerata* L., *Onobrychis transcaucasica* Grossh., *Elytrigia repens* (L.) Desv. ex Nevski и др.

A. mukusiensis отмечен преимущественно на северных экспозициях пологих увалов, на обрывистых бортах ущелья р. Кявар-чай, в расщелинах скал. Изредка заходит в ковыльные и ковыльно-типчаковые степи (*Stipa pulcherrima* C. Koch, *S. lessingiana* Trin. et Rupr., *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Astragalus aureus* Willd., *Gallium boreale* L. и др.), господствующие на южных экспозициях склонов. Однако в этих ксерофильных сообществах позиции *A. mukusiensis* неустойчивы, здесь он экологически замещается *A. sevangensis* Grossh.

A. mukusiensis мы обнаружили в сходных местообитаниях в нескольких пунктах окрестностей г. Кировакана в предгорьях Базумского хребта на высоте 1350—1600 м над ур. м. Гербарный материал хранится в гербарии Московского государственного педагогического института им. В. И. Ленина (MOSP), дублеты переданы в гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) и Института ботаники АН Грузинской ССР (TBI).

A. mukusiensis весьма пластично реагирует на условия местообитания, образуя розеточные побеги в разреженных сообществах ксерофитов и полурозеточные — в сомкнутом травостое луговых сообществ. Характерной особенностью полурозеточных растений является равное соотношение длины бесплодной части побега и цветоноса. Этот признак был отмечен автором описания K. Rechinger fil. (1952) как диагностический признак данного вида.

Rechinger (1952) сравнивает *A. mukusiensis* с восточно-анатолийским *A. kotschianus* Boiss. и включает его в секцию *Onobrychium* Bunge. Более вероятно отнесение этого вида к секции *Hololeuce* Bunge, наиболее богатой видами в Армянском нагорье и объединяющей криоксерофильные виды. Бунге, выделивший эту секцию, в числе других ее отличий от секции *Onobrychium*

указывал на укороченные побеги и длинный цветонос, свойственные ее представителям (Bunge, 1868). Диагностическими признаками секции *Hololeuce* являются следующие: розеточные или полурозеточные вегетативные побеги, покрытые густым короткобархатистым опушением, на молодых побегах с серебристым или редко бронзовым оттенком; длинный цветонос; крупные травянистые или пленчатые прицветники; венчик голубоватых оттенков, в сухом виде желтеющий; бобы яйцевидные, густо опушенные оттопыренными, жесткими белыми и черными волосками. *A. mukusiensis* имеет все эти признаки и, следовательно, должен быть отнесен к секции *Hololeuce*, в которой он может быть сближен с *A. psoraloides* Lam. и *A. gjunaicus* Grossh.

Габитуальным сходством с *A. mukusiensis* обладает *A. kadshorensis* Bunge из секции *Onobrychium*, встречающийся в восточных отрогах Триалетского хребта и Джавахетском плато (ГССР). Основой сходства являются признаки жизненной формы — полурозеточные побеги и длинный цветонос, превышающий смежное междоузлие в 4—6 раз. Это сходство скорее всего является результатом параллельной изменчивости, свойственной близкородственным секциям рода *Astragalus*.

Число хромосом у исследованного нами растения, определенного как *A. mukusiensis*, 2n=64 («Армянская ССР. Окрестности г. Кировакана. Левый борт ущелья р. Дебед. Сыпучие, слабо задернованные южные склоны. Полынные группировки. 26 VII 1981 А. К. Сытин, № 18») (MOSP). По-видимому, полиплоидность *A. mukusiensis* (октоплоид, x=8) усиливает его конкурентоспособность, позволяющую этому виду входить в состав сомкнутого травостоя луговых сообществ в отличие от других видов секции *Hololeuce* (ди- или тетраплоидных), произрастающих в открытых сообществах ореофитов.

Автор благодарит И. П. Манденову за ценные замечания при определении кавказских астрагалов.

ЛИТЕРАТУРА

Манденова И. П. Заметки по таксономии некоторых видов р. *Astragalus* L. флоры Турции. — Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 1975, вып. 31, с. 20—25. — *Bunge A.* Generis Astragali species gerontogeae. St. Pétersbourg, 1869, p. 1. — *Rechinger K. H.* Pflanzen aus Kurdistan und Armenien gesammelt von prof. Frödin. — Symb. Bot. Upsal., 1952, Bd 11, N 5, S. 3—56.

Московский государственный педагогический институт имени В. И. Ленина.

Получено 5 VII 1983.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58 : 576.16 : 581.524.44

С. В. Дегтева, В. С. Ипатов

О НАДЕЖНОСТИ ВИЗУАЛЬНОЙ ОЦЕНКИ СТЕПЕНИ ГОСПОДСТВА ВИДОВ ТРАВЯНОГО ПОКРОВА В ЛЕСУ

S. V. DEGTEVA, V. S. IPATOV. ON THE RELIABILITY OF VISUAL EVALUATION OF THE DOMINANCE DEGREE OF THE FOREST HERBACEOUS SPECIES

Приведены результаты сравнения надежности оценки покрытия на мелких площадках и визуальной оценки степени господства видов по предложенной шкале. Показано, что визуальная оценка по степени господства легко и быстро позволяет получить достаточную информацию; целесообразно ее использование при изучении травяного покрова леса.

Большое число геоботанических работ имеет основной целью классификацию растительных сообществ либо сопровождается ею. Естественно стремление геоботаника выявить наиболее полное разнообразие растительных сообществ, что вызывает необходимость выполнить описания максимально возможного числа пробных площадей. Описания делаются в течение большей части вегетационного сезона наиболее экономными способами.

Несмотря на усиленную пропаганду чисто флористических принципов классификации, обязательным признаком при характеристике сообщества остается (да и будет оставаться, поскольку он несет существенную информацию) обилие видов. При этом в основу оценки обилия в основном кладется проективное покрытие.

Более или менее надежные оценки проективного покрытия в пределах пробных площадей или пятен доминирования можно получить на серии мелких площадок, однако это делает проективный учет достаточно трудоемким. С другой стороны, сезонные изменения травяного покрова могут приводить к тому, что оценки проективного покрытия видов, сделанные в разные сроки в сходных фитоценозах, будут значительно различаться и вызывать тем самым трудности при отнесении сообществ к низшим классификационным единицам.

Более простой метод, позволяющий оценить роль вида в сообществе, предполагает оценку степени господства непосредственно на всей пробной площади и использование следующей шкалы господства: господствующие виды — относительное покрытие (доля, которую составляет покрытие вида от общего покрытия) — 66—100%, согосподствующие — 33—66, наполнители — 5—33, редкие — до 5, единичные — менее 1%. Когда относительное покрытие вида близко к границе класса и отнесение его к определенному классу затруднено, применяются промежуточные оценки: господствующий-согосподствующий, согосподствующий-наполнитель, наполнитель-редкий (Ипатов, 1964; Ипатов и др., 1966; Ипатов, Тархова, 1969). Данные, полученные при использовании шкалы разными авторами, вполне сопоставимы. В связи с этим интересным представляется вопрос о том, насколько надежны оценки степени господства по сравнению с оценками проективного покрытия на мелких площадках (принимаются во внимание сезонные изменения), что и определило задачу данной работы. Наблюдения проводили в осинниках Корткеросского р-на Коми АССР, в 5 сроков (с 26 июня по 27 июля 1981 г.). В травяно-кустарничковом покрове участков отмечено 46 видов растений. Преобладают *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Thalictrum minus* L., *Rubus saxatilis* L., *Alopecurus pratensis* L., часто встречаются *Galium boreale* L., *Geranium sylvaticum* L., *Equisetum pratense* L. Присутствуют

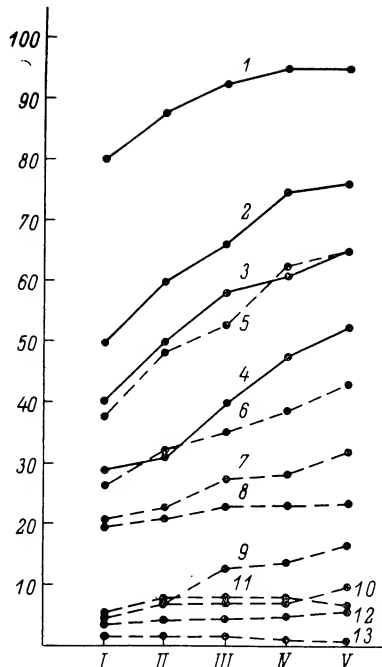


Рис. 1. Изменение проективного покрытия видов по срокам описаний.

На оси абсцисс — срок описания, месяцы; *на оси ординат* — проективное покрытие, %; *1—4* — общее проективное покрытие видов в пятнах доминирования; *5—13* — отдельных видов: *5* — *Aegopodium podagraria*, *6* — *Rubus saxatilis*, *7* — *Thalictrum minus*, *8* — *Filipendula ulmaria*, *9* — *Alopecurus pratensis*, *10* — *Galium boreale*, *Equisetum pratense*, *11* — *Anthriscus sylvestris*, *12* — *Trollius europaeus*, *13* — *Chaerophyllum prescottii*.

типичные представители еловых лесов (*Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Paris quadrifolia* L.) и широколиственных (*Aegopodium podagraria* L., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Poa nemoralis* L.). Имеется примесь луговых видов: *Achillea millefolium* L., *Lathyrus pratensis* L., *Ranunculus repens* L., *Trollius europaeus* L., *Coronaria flos-cuculi* (L.) A. Br.; это вызвано тем, что все участки граничат с лугом. Моховой покров не развит.

На участках глазомерно, по степени господства (участия в проективном покрытии) видов травяно-кустарничкового покрова было выделено 9 пятен. В каждом пятне визуально определяли общее проективное покрытие и степень господства видов (по указанной выше шкале), а также закладывали серию из 10 площадок размером 0.1 м^2, расположенных в линию и отмеченных колышками. На площадках с помощью масштабной сетки (Ипатов, 1964) учитывали по 9-балльной шкале абсолютное проективное покрытие видов; один балл равен проективному покрытию в 11%. На основании полученных данных вычисляли среднее относительное покрытие видов $\bar{x}$ (среднее для 10 площадок проективное покрытие вида, деленное на общее проективное покрытие травяно-кустарничкового покрова) и ошибку $s_{\bar{x}}$ (доверительный интервал $\bar{x} \pm ts_{\bar{x}}$; $P=95\%$).

Характер изменения общего проективного покрытия травяно-кустарничкового покрова пятен и среднего покрытия некоторых видов иллюстрирует рис. 1. На рис. 2 показан доверительный интервал (при уровне значимости 0.05) для разных значений среднего проективного покрытия независимо от видов. За период с 26 июня по 15 июля общее проективное покрытие в среднем увеличилось в 1.5 раза, причем в последние два срока изменения незначительны (не более 5%). Среднее покрытие доминирующих видов *Aegopodium podagraria*, *Rubus saxatilis*, *Thalictrum minus*, *Filipendula ulmaria* также увеличивалось, однако изменения были не столь велики. Покрытие малообильных видов менялось слабо. Если принять во внимание доверительный интервал (рис. 2), то эти изменения нельзя признать статистически существенными.

Мы предприняли также анализ изменения относительного проективного покрытия видов. Для этого нашли разницу относительного покрытия в первый и последний сроки и ошибку разницы (табл. 1). Разница оказалась недостоверной даже у обильных видов. Таким образом, и в том случае, когда в основу оценки относительного проективного покрытия кладутся оценки абсолютного проективного покрытия, оценки, полученные на технически приемлемом числе мелких площадок, практически не изменяются во времени.

Для каждого пятна затем провели сравнение визуальных оценок степени господства видов и оценок, полученных на основе среднего относительного покрытия на мелких площадках. Считалось, что оценки совпадают, если класс господства по результатам визуальных наблюдений хотя бы частично совпадал с оценкой господства на мелких площадках. Например, среднее относительное покрытие одного из видов $\bar{x}=53.6\%$, его средняя ошибка $s_{\bar{x}}=7.1\%$; при уровне значимости 0.05 и $n=10$ нормированное отклонение составляет $t=2.3$ и, следовательно, доверительный интервал будет $53.6 \pm 2.3 \times 7.1$ (от 37.5 до 69.5)%. С этим интервалом совпадают оценки согосподствующий-господствующий. Отклонения на ± 0.5 степени не принимались во внимание, так как ранее было

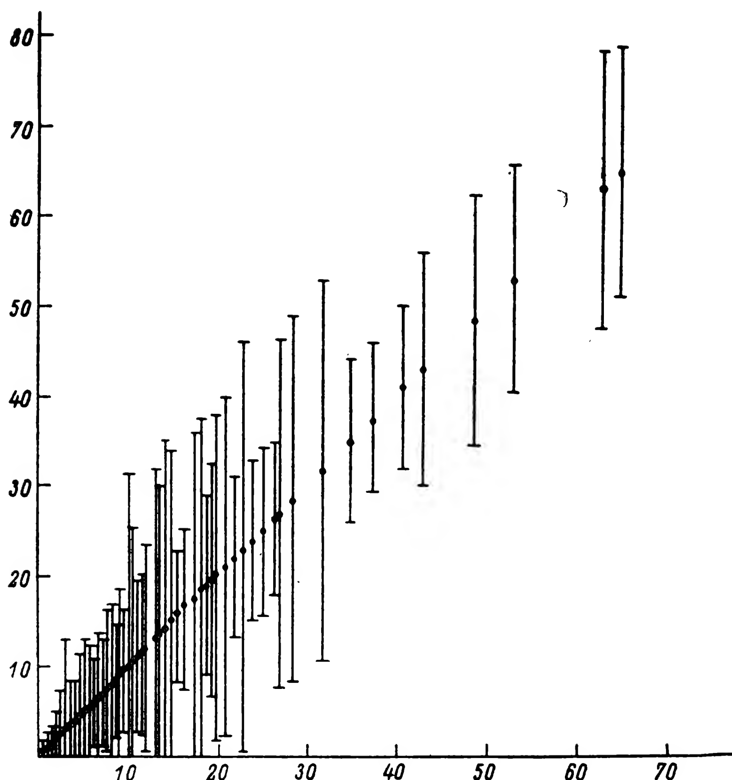


Рис. 2. Доверительный интервал для разных значений среднего проективного покрытия видов.

На оси абсцисс: $\bar{x}$ — среднее проективное покрытие, %; *на оси ординат* — границы доверительного интервала (проективное покрытие, %) при уровне значимости 0.05 ($-ts_{\bar{x}}$, где t — нормированное отклонение, $s_{\bar{x}}$ — средняя квадратическая ошибка).

показано, что они могут возникать для одного описания у разных авторов и несущественны при анализе описания. Число отклонений на ± 1 ступень приведено в табл. 2; они приходятся в основном на классы редкий и редкий-единичный, в которые попадают виды с незначительной встречаемостью. Таким образом, оценки практически не различаются.

Анализ характера изменения степени господства видов по данным визуального наблюдения (табл. 3) показал, что степень господства вида меняется во

ТАБЛИЦА 1

Изменение относительного проективного покрытия видов

Вид	Относительное покрытие (1-й срок)	Разница с последним сроком	Ошибка разницы	Практическое t
Aegopodium podagraria	5.5, 53.6	+3.3, +13.4	±7.4, ±9.4	0.44, 1.4
Filipendula ulmaria	1.1, 51.0	+0.3, −11.0	±1.8, ±10.2	0.17, 1.08
Thalictrum minus	7.7, 41.8	+1.9, −0.9	±3.8, ±15.9	0.5, 0.06
Geranium sylvaticum	1.1, 12.2	−0.4, −4.5	±1.3, ±7.3	0.31, 0.62
Galium boreale	0.8, 16.5	+1.7, +2.2	±2.6, ±8.9	0.65, 0.25
Equisetum pratense	1.3, 13.8	+2.0, −0.9	±3.6, ±6.6	0.56, 0.14
Rubus saxatilis	2.8, 66.0	+1.4, −3.4	±5.1, ±11.0	0.28, 0.31
Chaerophyllum prescottii	2.7, 4.4	−1.8, −3.7	±1.0, ±3.4	1.8, 1.1
Alopecurus pratensis	0.6, 1.1	+2.2, +11.0	±2.9, ±8.1	0.76, 1.35
Trollius europaeus	4.1, 7.7	+2.1, −3.3	±4.8, ±4.7	0.43, 0.7
Heracleum sibiricum	6.6, 13.8	+1.7, −3.8	±10.6, ±17.0	0.16, 0.22
Angelica sylvestris	1.8, 16.5	−0.6, +1.1	±2.2, ±23.7	0.27, 0.04
Anthriscus sylvestris	13.8	−5.2	±8.0	0.65

Примечание. Первая цифра — оценка на участке с минимальным относительным покрытием вида, вторая — с максимальным. Все разницы недостоверны (табличное значение t равно 2.26).

ТАБЛИЦА 2

Сравнение визуальных и вычисленных оценок степени господства

Степень господства (визуальное определение)	Общее число сопоставлений	Число совпадений с расчетными данными	Число отклонений на ±1 ступень
Господствующий	11	9	—
Господствующий-согосподствующий	8	7	1
Согосподствующий	41	31	5
Согосподствующий-наполнитель	25	21	3
Наполнитель	51	50	1
Наполнитель-редкий	44	35	5
Редкий	165	129	36
Редкий-единичный	109	72	—
Единичный	229	229	—

времени в пределах ±0.5 ступени шкалы. Эти колебания, следовательно, могут быть вызваны как изменением проективного покрытия других видов, так и неточностью визуального определения. Об этом же свидетельствуют и данные по изменению проективного покрытия на мелких площадках.

ТАБЛИЦА 3

Варьирование степени господства по срокам по сравнению с последним определением

Степень господства (последнее визуальное определение)	Общее число определений	± отклонений на 0.5 ступени	± отклонений на 1 ступень
Господствующий	12	4	—
Господствующий-согосподствующий	4	3	1
Согосподствующий	32	8	2
Согосподствующий-наполнитель	20	7	1
Наполнитель	52	17	4
Наполнитель-редкий	24	4	—
Редкий	104	7	5
Редкий-единичный	108	50	2
Единичный	404	75	30

Рассмотрим группу видов, покрытие которых уменьшалось. Уменьшение покрытия могло быть закономерным, как, например, у *Chaerophyllum prescottii* DC., вегетация которого заканчивается к концу июля. Случаи уменьшения покрытия отмечены также у *Rubus saxatilis*, *Filipendula ulmaria*, *Aegopodium podagraria*, *Thalictrum minus*, *Trollius europaeus*, *Geranium sylvaticum*, *Galium boreale*, *Equisetum pratense*. Однако, как видно из рис. 2, все эти виды имеют общую тенденцию к увеличению покрытия. Следовательно, указанные отклонения можно считать случайными. Причина их частично заключается в ошибках при оценке покрытия (различия невелики — от 0.5 до 1 балла), частично — в отмирании растений, их частей и проростков.

Полученные результаты подтверждают надежность визуальной оценки степени господства видов и позволяют заключить, что ее целесообразно использовать при изучении травяного покрова леса, так как она легко и быстро дает достаточную информацию.

ЛИТЕРАТУРА

Ипатов В. С. Об оценке данных проективного учета. — Бот. журн., 1964, т. 49, № 3, с. 382—386. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Линдеман Т. Н.* Об оценке степени участия видов в структуре растительного покрова. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 8, с. 1121—1126. — *Ипатов В. С., Тархова Т. Н.* Исследование разногодичной изменчивости напочвенного покрова в таежном лесу. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 12, с. 1939—1951.

Ленинградский государственный университет. Получено 20 V 1983.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35 : 582.998.4

Э. А. Назарова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ КАВКАЗСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВ *ASTERACEAE, BRASSICACEAE, FABACEAE, LIMONIACEAE*

E. A. NAZAROVA. CHROMOSOME NUMBERS IN THE CAUCASIAN REPRESENTATIVES OF THE FAMILIES *ASTERACEAE, BRASSICACEAE, FABACEAE, LIMONIACEAE*

Asteraceae

Cephalorrhynchus kirpicznikovii Grossh., **2n=18.** Нахичеванская АССР, с. Насирваз, Назарова, 1982, № 1159, ERE.

C. tuberosus (Stev.) Schchian, **2n=18.** Армянская ССР, Мегринский р-н, с. Шванидзор, Назарова, 1982, № 1158, ERE.

Chondrilla juncea L., **2n=15.** Армянская ССР, Хосровский заповедник, Назарова, 1980, № 755, ERE; Кафанский р-н, платановая роща, Назарова, 1980, № 851, ERE.

Cichorium glandulosum Boiss. et Huet, **2n=18.** Армянская ССР, с. Вохчаберд, Аветисян, 1976, № 340, ERE.

Crepis alpina L., **2n=10.** Армянская ССР, Абовянский р-н, с. Вохчаберд, Назарова, 1977, № 380, ERE.

C. ciliata C. Koch, **2n=40.** Армянская ССР, Араратский р-н, Хосровский заповедник, Назарова, 1980, № 780, ERE.

C. foetida L., **2n=10.** Армянская ССР, Ереван, Ботанический сад, Назарова, 1976, № 255, ERE.

C. marschallii (C. A. Mey.) F. Schultz, **2n=8.** Армянская ССР, Иджеванский р-н, Агарцин, Назарова, 1979, № 688, ERE.

C. micrantha Czer., **2n=8.** Армянская ССР, Мегринский р-н, Мегри, Назарова, 1977, № 386, ERE.

C. pulchra L., **2n=8.** Армянская ССР, Ехегнадзорский р-н, с. Арени, Назарова, 1977, № 383, ERE.

C. sonchifolia (Bieb.) C. A. Mey., **2n=8.** Армянская ССР, Кафанский р-н, Татев, Назарова, 1976, № 346, ERE.

Garhadiolus angulosus Jaub. et Spach., **2n=10.** Нахичеванская АССР, Азнабюрт, Назарова, 1980, № 757, ERE.

Hieracium cincinnatum Fries, **2n=36.** Армянская ССР, Азизбековский р-н, Далитапа, Аревшатян, 1976, № 830, ERE.

H. cymosum L., **2n=36.** Армянская ССР, Ехегнадзорский р-н, Гюллидуз, Назарова, 1982, № 1160, ERE.

H. murorum L., **2n=36.** Армянская ССР, Мартунинский р-н, Селимский перевал, Аревшатян, 1979, № 854, ERE; Талинский р-н, Артени, Аревшатян, 1980, № 838, ERE.

H. prenanthoides Vill., **2n=27.** Армянская ССР, Хосровский заповедник, Григорян, 1981, № 1041, ERE; Азизбековский р-н, Джермук, Тахтаджян, 1978, № 853, ERE.

H. umbellatum L., **2n=18.** Армянская ССР, Калининский р-н, Калинино, Аревшатян, 1979, № 837, ERE.

Lactuca georgica Grossh., **2n=18.** Армянская ССР, Сисианский р-н, Шаки, Назарова, 1979, № 652, ERE.

Leontodon asperrimus (Willd.) Ball, **2n=8**. Армянская ССР, Ераное, Аревшатян, 1979, № 846, ERE; Араратский р-н, Хосровский заповедник, Назарова, 1980, № 771, ERE; Мегринский р-н, Нювади, Назарова, 1981, № 976, ERE; Нахичеванская АССР, Бзгов, Назарова, 1980, № 763, ERE.

L. crispus Vill., **2n=8**. Армянская ССР, Ахурянский р-н, Джаджурский перевал, Аветисян, 1979, № 632, ERE; Спитакский р-н, Базумский хр., Аветисян, 1979, № 633, 634, ERE.

L. danubialis Jacq., **2n=14**. Грузинская ССР, мыс. Пицунда, Захарьева, 1980, № 845, ERE.

L. hispidus L., **2n=14**. Армянская ССР, Абовянский р-н, Дзорахпюр, Манукян, 1972, № 131, ERE.

Picris echioides L., **2n=10**. Грузинская ССР, мыс Пицунда, Захарьева, 1980, № 977, ERE.

P. hieracioides L., **2n=10**. Армянская ССР, Сисианский р-н, Воротанский перевал, Назарова, 1979, № 692, ERE; Горисский р-н, Татев, Назарова, 1979, № 641, ERE.

P. pauciflora Willd., **2n=10**. Армянская ССР, Мегринский р-н, Агарак, Назарова, 1978, № 979, ERE.

P. strigosa Bieb., **2n=10**. Армянская ССР, Мегринский р-н, Нювади, Назарова, 1981, № 978, ERE.

Scariola orientalis (Boiss.) Soják, **2n=18**. Армянская ССР, Араратский р-н, Хор-Вирап, Галстян, 1978, № 1026, ERE; **2n=36**. Армянская ССР, Хосровский заповедник, Назарова, 1980, № 832, ERE.

S. viminea (L.) F. W. Schmidt, **2n=18**. Армянская ССР, Араратский р-н, Хосровский заповедник, Назарова, 1979, № 664, ERE.

Scorzonera biebersteinii Lipsch., **2n=12**. Дагестанская АССР, окр. Дербента, Гандилян, 1978, № 561, ERE.

S. parviflora Jacq., **2n=14**. Армянская ССР, Араратский р-н, пос. Арарат, Назарова, 1982, № 961, ERE.

Sonchus araraticus Naz. et Bars., **2n=18**. Армянская ССР, Араратский р-н, пос. Арарат, Назарова, 1981, № 993, ERE.

S. arvensis L., **2n=36**. Армянская ССР, Степанаванский р-н, Степанаван, Назарова, 1981, № 1002, ERE; Октемберянский р-н, Сардарапат, Назарова, 1979, № 615, ERE.

S. asper (L.) Hill, **2n=18**. Армянская ССР, Кафанский р-н, платановая роща, Назарова, 1979, № 669, 1003, ERE.

S. oleraceus L., **2n=32**. Армянская ССР, Горисский р-н, Татев, Назарова, 1979, № 671, 672, ERE; Иджеванский р-н, Иджеван, Габриэлян, 1980, № 995, ERE; Грузинская ССР, мыс Пицунда, Захарьева, 1980, № 997, ERE.

S. palustris L., **2n=18**. Армянская ССР, Араратский р-н, Хосровский заповедник, Григорян, 1981, № 992, ERE.

Steptorhamphus czerepanovii Kirp., **2n=16**. Армянская ССР, Ереван, Ботанический сад, Назарова, 1975, № 188, ERE; Араратский р-н, Хосровский заповедник, Григорян, 1981, № 1257, ERE.

S. persicus (Boiss.) O. et B. Fedtsch., **2n=16**. Армянская ССР, Араратский р-н, Хосровский заповедник, Григорян, 1981, № 1016, ERE.

S. petraeus (Fisch. et Mey.) Grossh., **2n=16**. Армянская ССР, Абовянский р-н, Зовашен, Попова, 1972, № 118, ERE; Араратский р-н, Хосровский заповедник, Назарова, 1976, № 258, ERE; Нахичеванская АССР, Яйджи, Назарова, 1976, № 259, ERE.

S. tuberosus (Jacq.) Grossh., **2n=16**. Армянская ССР, Ехегнадзорский р-н, Элпин, Назарова, 1981, № 1012, ERE.

Tragopogon buphtalmoides (DC.) Boiss., **2n=24**. Армянская ССР, Ехегнадзорский р-н, Амагу, Назарова, 1976, № 267, 273, ERE; Апаранский р-н, водохранилище, Назарова, 1981, № 877, ERE; Мегринский р-н, Личк, Назарова, 1981, № 878, ERE; Сисианский р-н, Ашотаван, Назарова, 1979, № 936, ERE; Азизбековский р-н, Хндзорут, Назарова, 1980, № 806, ERE.

T. collinus DC., **2n=12**. Армянская ССР, Мегринский р-н, Нювади, Сагателян, 1979, № 863, ERE.

T. coloratus C. A. Mey., **2n=12**. Армянская ССР, Азизбековский р-н, ущелье Терп, Назарова, 1979, № 856, ERE; Абовянский р-н, Шорахпюр, Назарова, 1974, № 166, ERE; Мегринский р-н, Шванидзор, Назарова, 1981, № 861, ERE; Сисианский р-н, Аштаван, Назарова, 1979, № 860, ERE; Нахичеванская АССР, Бзгов, Назарова, 1980, № 804, ERE.

T. dubius Scop., **2n=12**. Армянская ССР, Разданский р-н, Ахундово, Ханджян, 1981, № 883, ERE; Сисианский р-н, Нораван, Назарова, 1979, № 888, ERE; Кафанский р-н, Агарак, Назарова, 1981, № 889, ERE; Араратский р-н, Хосровский заповедник, Назарова, 1976, № 280, ERE.

T. graminifolius DC., **2n=12**. Армянская ССР, Абовянский р-н, Гарни, Назарова, 1972, № 114, ERE; Иджеванский р-н, Агарцин, Назарова, 1979, № 895, ERE; Горисский р-н, Горис, Назарова, 1981, № 896, ERE; Гукасянский р-н, Салут, Аревшатян, 1978, № 901, ERE; Мегринский р-н, Калер, Назарова, 1981, № 903, ERE; Араратский р-н, пос. Арарат, Ханджян, 1978, № 940, ERE; Степанаванский р-н, Степанаван, Назарова, 1981, № 937, ERE; Нахичеванская АССР, Халхал, Аветисян, 1974, № 157, ERE. **2n=24**. Дагестанская АССР, Агульский р-н, Дундуг, Жиленко, 1976, № 338, ERE. **2n=36**. Армянская ССР, Мегринский р-н, Нювади, Назарова, 1981, № 926, ERE.

T. krascheninnikovii S. Nikit., **2n=12**. Армянская ССР, Арагац, Бюракан, Назарова, 1977, № 534, ERE; Горисский р-н, Хндзореск, Назарова, 1981, № 869, ERE; Кафанский р-н, Тасский перевал, Назарова, 1981, № 872, ERE; Ехегнадзорский р-н, Ехегнадзор, Назарова, 1977, № 871, ERE.

T. latifolius Boiss., **2n=12**. Армянская ССР, Дилижанский р-н, Семеновский перевал, Назарова, 1979, № 875, ERE.

T. marginatus Boiss. et Buhse, **2n=12**. Армянская ССР, Абовянский р-н, Гарни, Аревшатян, 1978, № 873, ERE; Нахичеванская АССР, солерудник, Оганезова, 1979, № 874, ERE; Нахичеван, Манакян, 1974, № 168, ERE.

T. pterocarpus DC., **2n=12**. Армянская ССР, Араратский р-н, Кярки, Аревшатян, 1977, № 499, 868, ERE; Абовянский р-н, Шорахпюр, Назарова, 1974, № 166, ERE.

T. reticulatus Boiss. et Huet., **2n=12**. Армянская ССР, Варденисский р-н, Бабаджан, Погосян, 1979, № 907, ERE; Разданский р-н, Ахундово, Ханджян, 1981, № 904, ERE; Горисский р-н, Горис, Назарова, 1981, № 909, ERE.

T. segetus Kuthath., **2n=12**. Армянская ССР, Ехегнадзорский р-н, Гладзор, Назарова, 1980, № 803, ERE.

T. serotinus Sosn., **2n=12**. Армянская ССР, Ереван, Назарова, 1975, № 500, 911, 912, ERE; Эчмиадзинский р-н, Звартноц, Назарова, 1976, № 501, ERE; Октемберянский р-н, Сардарапат, Назарова, 1980, № 811, 918, ERE; Ехегнадзорский р-н, Гладзор, Назарова, 1980, № 802, ERE; Сисианский р-н, Шаки, Назарова, 1979, № 915, ERE; Араратский р-н, Хосровский заповедник, Назарова, 1979, № 925, ERE; Нахичеванская АССР, Назарова, 1976, № 268, 275; 1980, № 922, 972, ERE.

T. sosnowskyi Kuthath., **2n=12**. Армянская ССР, Араратский р-н, Советашен, Назарова, 1981, № 866, ERE; Ехегнадзорский р-н, Хачик, Назарова, 1976, № 266, 270, 272, 274, 276, ERE; Горисский р-н, Тасский перевал, Назарова, 1979, № 864, ERE; Мегринский р-н, Нювади, Назарова, 1981, № 865, ERE.

Brassicaceae

Coluteocarpus vesicaria (L.) Holmboe, **2n=14**. Армянская ССР, Гегамский хребет, Аветисян, 1980, № 114 492, ERE.

Didymophisa aucheri Boiss., **2n=16**. Армянская ССР, Арагац, кратер, Балоян, 1980, № 1042, ERE.

Diptychocarpus strictus (Fisch. ex Bieb.) Trautv., **2n=14**. Нахичеванская АССР, Нахичеван, солерудник, Аветисян, 1963, № 120 686, ERE.

Erysimum gelidum Bunge, **2n=14**. Армянская ССР, Гегамский хребет, Аветисян, 1963, № 115 491, ERE.

Fibigia suffruticosa (Vent.) Sweet, **2n=16**. Армянская ССР, Ереван, Ботанический сад, участок живой флоры, Аветисян, 1979, № 991, ERE.

Isatis buschiana Schischk., **2n=14**. Армянская ССР, Наирийский р-н, Нор Гехи, Аветисян, 1974, № 105 873, ERE.

I. steveniana Trautv., **2n=14**. Армянская ССР, Севан, Аветисян, 1970, № 101 010, ERE. **2n=28**. Армянская ССР, Абовянский р-н, Гарни, 1963, № 79 641, ERE.

Fabaceae

Colutea komarovii Takht., **2n=16**. Армянская ССР, Мегринский р-н, Сагателян, 1982, № 1163, ERE.

Limoniaceae

Acantholimon armenum Boiss. et Huet, **2n=32**. Армянская ССР, Абовянский р-н, Гарни, Мулкиджанян, 1970, № 100680, ERE.

Ботанический институт АН АрмССР,
Ереван.

Получено 6 VI 1983.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.9 (47+57)

ИБРАГИМ САФАРОВИЧ САФАРОВ
(К 70-летию со дня рождения)

SH. O. BARKHALOV, A. M. ASKEROV. IBRAGIM SAFAROVICH SAFAROV (TOWARDS THE 70TH BIRTHDAY)

Ибрагиму Сафаровичу Сафарову — известному кавказскому дендрологу, члену-корреспонденту АН АзССР — 28 VIII 1983 исполнилось 70 лет.

Он родился в сел. Кушчи Шемахинского уезда в семье крестьянина. В 1930 г., окончив среднюю школу, поступил в Бакинский лесной техникум, а в 1934 г. — в Закавказский лесотехнический институт. Он учился у таких известных ученых, как Д. И. Сосновский, В. З. Гулисашвили, И. И. Рощин и др. После окончания института в 1939 г. он был назначен главным инженером Наркомлеса Азербайджанской ССР, а во время войны служил в рядах Советской Армии.

С 1945 по 1952 г. работал первым заместителем министра лесного хозяйства республики. В 1952—1953 гг. был заместителем Председателя Совета Министров АзССР. С 1953 до 1961 г. возглавлял Институт земледелия АН АзССР. С 1961 г. и по настоящее время И. С. работает заведующим отделом лесоведения Института ботаники АН АзССР.

Научные труды И. С. посвящены актуальным вопросам лесоведения, биогеоценологии, экологии, систематики растений, а также проблемам озеленения. Особое место в его исследованиях занимают реликтовые леса Талыша. В 1949 г. И. С. защитил кандидатскую диссертацию на тему «Биоэкологические особенности железного дерева (*Parrotia persica* C. A. Mey.) и его хозяйственное значение».

Продолжая работать над изучением реликтовых древесных пород, он в 1962 г. защитил докторскую диссертацию на тему «Важнейшие древесные третичные реликты Азербайджана». В упомянутой работе и в монографии «Субтропические леса Талыша» (1979) всесторонне освещены биоэкологические особенности, внутривидовая изменчивость, проблема происхождения, а также хозяйственное значение главнейших реликтовых древесных растений флоры Азербайджана. Он описал несколько новых для науки внутривидовых форм древесных растений.

Большой интерес представляют работы И. С. о связи флоры Талыша с флорой других регионов Евразии, особенно юго-восточной Азии. Во время экспедиционных работ он обнаружил ряд новых местонахождений реликтовых древесных растений: платана восточного и железного дерева на Большом Кавказе, каштана съедобного, падуба, тисса на Малом Кавказе и ряда других.

Под руководством И. С. создан большой дендрологический гербарий в отделе лесоведения Института ботаники АН АзССР. Его научная деятельность наряду с изучением теоретических вопросов лесоведения направлена на решение важнейших прикладных задач: практического использования дикорастущих плодово-ягодных растений Азербайджана, выявления наиболее перспективных групп для введения в культуру и др. Ряд его работ (в рамках Международной программы «Человек и биосфера») посвящен проблеме биологической продуктивности горных лесов Азербайджана, их охране и восстановлению.

Во многих трудах И. С. впервые для условий Азербайджана разработаны практические приемы степного и защитного лесоразведения, методика изуче-

ния влияния полезащитных лесных полос на повышение урожайности сельскохозяйственных культур, произведено агролесомелиоративное районирование, разработаны конструкции полезащитных полос и подобран ассортимент древесных пород для отдельных природных районов. И. С. был непосредственным руководителем и участником создания лесных массивов и защитных лесных полос в Мильской, Муганской, Карабахской степях и в Ленкоранской зоне, а в Ширванском нагорье и в Нагорно-Карабахской автономной области в 1953—1961 гг. — экспериментальных защитных лесных полос (из реликтовых древесных пород), которые в настоящее время используются как эталонное хозяйство. Начиная с 1968 г. под руководством И. С. проводится освоение эродированных горных склонов под плантации орехоплодных культур — фисташки, миндаля и грецкого ореха с посадкой граната, кизила и др.

Особо следует отметить труды И. С. по изучению сосны эльдарской. В работах «Эльдарская сосна — порода сухих субтропиков» (1955), «Сосна эльдарская и ее разведение в южных районах СССР» (1972) изложен оригинальный материал по биологии, экологии, систематике этого представителя древней флоры. Разработаны мероприятия по промышленному разведению сосны эльдарской в республиках Закавказья, Средней Азии и южных районах РСФСР. По рекомендации автора она внедряется в культуру в Болгарии, Румынии и других странах.

Начиная с 1945 г. И. С. уделяет большое внимание озеленению городов Баку, Сумгаита и более мелких населенных пунктов республики. В его книгах «Создание зеленой зоны вокруг Баку и Сумгаита» (1968), «Зеленый облик города Баку» (1975) и в ряде статей разработаны рекомендации по созданию крупного лесопаркового пояса на Апшероне, а также по озеленению городов.

Более 15 лет он руководит Агрохудожественным советом бакинского городского Совета народных депутатов, осуществляющего научно-методическое руководство зеленым строительством г. Баку и Апшеронского п-ова.

В целях предохранения курортных лесов Яламинского лесного массива (северо-восточный Азербайджан) от высыхания в связи со строительством мощного водопровода на базе подземных вод И. С. предложил провести искусственное обводнение этих лесов, используя воды рек Кусарчая и Вельвеличая. Решение данной проблемы особенно актуально в связи с недавним постановлением партии и правительства о создании на западном побережье Каспия общесоюзного курорта. По рекомендации И. С., во всех лесных хозяйствах Азербайджана, а также в республиках Средней Азии в лесные культуры широко внедряются десятки ценных древесных и кустарниковых растений: железное дерево, дуб каштанолистный, клен величественный, дзельква, хурма кавказская, сосна эльдарская и др.

Более 30 лет И. С. является заместителем председателя Азербайджанского общества охраны природы и активно участвует в деле охраны и воспроизводства природных ресурсов республики. Этим вопросам посвящены как его научные труды, так и многочисленные выступления на страницах союзных и республиканских газет и журналов. Он принимает непосредственное участие в организации заповедного дела в Азербайджане. С 1971 г. он депутат Бакинского горсовета, а последние 10 лет — председатель депутатской комиссии по охране природы и озеленению. Он является также председателем комиссии по изучению естественных природных ресурсов при Президиуме АН АзССР. И. С. уделяет большое внимание подготовке кадров, он был руководителем и консультантом более 25 кандидатских и нескольких докторских диссертаций. Он автор 135 работ, в том числе 10 монографий. За заслуги в области лесного хозяйства ему было присвоено почетное звание Заслуженного лесовода АзССР, он награжден орденом «Знак Почета», а также медалями СССР.

Ибрагим Сафарович — доброжелательный человек, всегда готовый помочь советом и поддержать молодых исследователей, способствовать их творческому росту. Ученики и товарищи по работе желают юбиляру здоровья, бодрости, продолжения активного творческого труда и успехов.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ И. С. САФАРОВА

1948. Железное дерево — ценнейшая порода лесов Азербайджана. — Лес, № 1, с. 40—42.

1949. Гирканский реликтовый центр и роль железного дерева. — Лес. хоз-во, № 7, с. 34—36.

1952. Эколого-биологическая характеристика железного дерева. — Тр. Ин-та бот. АН АзССР, т. XVI, с. 123—146.

1953. Естественные насаждения платана в Азербайджанской ССР. — Докл. АН АзССР, т. 9, № 1, с. 55—57.

Культура реликтов в новых районах. — Докл. АН АзССР, т. 9, № 9, с. 539—542.

Насаждения гирканского леса. — Изв. АН АзССР, № 11, с. 41—45.

1954. К вопросу физико-географического районирования Азербайджанской ССР. — Докл. АН АзССР, т. 10, № 5, с. 351—356.

Таксационная характеристика и хозяйственное значение железного дерева.— Изв. АН АзССР, № 6, с. 35—48.

Фитомелиорация как метод борьбы с эрозией почвы. — Изв. АН АзССР, № 1, с. 57—61.

1955. Роща обыкновенного самшита. — Докл. АН АзССР, т. 11, № 5, с. 345—348.

Эльдарская сосна — порода сухих субтропиков. Баку: Элм. 55 с.

1957. Еще раз о физико-географическом районировании Азербайджанской ССР. — Изв. АН АзССР, № 5, с. 82—90.

1958. Защитное лесоразведение в Азербайджане. Ереван: Изд-во Главсельхознаука. 127 с.

Роль леса в охране почвенного плодородия и водных ресурсов. — Тр. Ин-та земледелия, т. 4, с. 143—158.

1960. О связи между лесами тропиков и Талыша. — Бот. журн., т. 45, № 8, с. 1097—1107.

1961. Проявление признаков вечнозелености некоторых реликтовых древесных пород Талыша. — Бюл. МОИП, отд. биол., т. 66, вып. 4, с. 85—92.

1962. Важнейшие древесные третичные реликты Азербайджана. Баку: Элм. 311 с.

Зимне-зеленый дуб в Талыше. — Бот. журн., т. 47, № 8, с. 1207—1209.

1963. Водоохранная и почвозащитная роль горных лесов Азербайджанской ССР. — В кн.: Вопросы компл. использов. и охрана водных ресурсов АзССР. Баку: Элм, с. 395—402.

1964. Особенности роста и развития некоторых реликтовых пород третичного периода. — Изв. АН АзССР, № 5, с. 3—9.

1965. Каспийская гледичия (*Gleditschia caspica* Desf.). — Бот. журн., т. 50, № 4, с. 543—546.

Лесная растительность высокогорных районов Талыша и ее фитоценотические особенности. — Изв. АН АзССР, № 5, с. 3—9.

Охрана реликтовых лесных массивов и исчезающих редких видов. — Сб. тр. III Закав. совещ. по вопр. охраны природы. Тбилиси: Мецниереба, с. 74—82.

Эльдарская сосна (*Pinus eldarica* Medw.), биолого-экологические особенности. — Лесн. журн., № 2, с. 34—39.

1966. Дзельква, ее биолого-экологические особенности и хозяйственное значение. — Изв. АН АзССР, № 1, с. 3—9.

Новое местонахождение платана. — Бот. журн., т. 51, № 6, с. 877—878.

Становление лесной растительности на острове Сара. — Докл. АН АзССР, т. 22, № 1, с. 68—71.

1967. Изучение внутривидовой изменчивости некоторых третичных реликтов лесных фитоценозов Талыша. — Бот. журн., т. 52, № 6, с. 772—780.

Некоторые итоги изучения и внедрения ценных реликтовых пород в лесокультурное производство. — Тр. АзНИИЛХ, т. 7, с. 27—35.

О внутривидовой систематике реликтовых древесных пород Закавказья. — Тез. докл. Всес. совещ. по объему вида и внутривид. систематике. Л.: Наука, с. 51—52.

О происхождении некоторых реликтовых древесных пород, распространенных в лесах Закавказья. — Бюл. МОИП, отд. биол., т. 72, вып. 3, с. 77—84.

Особенности растительности Кавказа. — Природа, № 2, с. 77—79.

Филизчайская и Гек-Гельская рощи крючковатой сосны. — Лесн. хоз-во, № 5, с. 34—36.

1968. О двух новых местонахождениях третичных реликтов в лесах Азербайджана. — Лесн. журн., № 4, с. 141—142.

Особенности древнетретичных лесов Талыша. — Лесн. журн., № 6, с. 152—154.

Роща эндемичной эльдарской сосны. — Природа, № 4, с. 86—88.

Создание зеленой зоны вокруг Баку и Сумгаита. Баку: Элм. 43 с.

1970. О некоторых характерных особенностях развития ландшафта в Талыше. — Тр. научн. конф. по охране горных ландшафтов СССР. Ереван: Изд-во АН АрмССР, с. 57—62.

Систематическое положение и внутривидовая изменчивость сосны эльдарской. — Бот. журн., т. 55, № 1, с. 42—52.

1971. Уникальные ботанические объекты Азербайджана и их охрана. — В кн.: Вопросы охраны ботанических объектов. Л.: Наука, с. 110—112.

Эколого-географические особенности высокогорной дендрофлоры Талыша: V Всес. совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Л., с. 160—163.

1972. Горные лесистые ущелья Азербайджана, рефугиумы третичной растительности. — В кн.: Природная растительность Азербайджана, ее продуктивность и пути улучшения. Баку: Элм, с. 196—209.

Железное дерево (*Parrotia persica* C. A. Mey.), история, география, систематика и биолого-экологические особенности. — Бот. журн., т. 57, № 8, с. 932—944.

Изучение биопродуктивности лесных биогеоценозов Талыша с вечнозеленым ярусом. — Информ. матер. по МБП. Тбилиси: Мецниереба, с. 38—39.

Реликтовые леса Талыша с участием вечнозеленых видов и естественное возобновление в них. — В кн.: Природная растительность Азербайджана, ее продуктивность и пути улучшения. Баку: Элм, с. 210—223.

Сосна эльдарская и ее разведение в южных районах СССР. Баку: Элм. 92 с.

1973. Биологическая продуктивность дубрав Талыша из дуба каштанолистного. — Лесоведение, № 3, с. 40—46.

Пути создания зеленой зоны и лесопарков вокруг Баку. Баку: Азернешр. 80 с.

1974. Особенности субтропических лесов Талыша. — Тр. Тбилис. ин-та леса, т. 21, с. 128—138.

Перспективы озеленения Апшеронского полуострова. — Проблемы освоения пустынь, № 5, с. 63—65.

1975. Высокогорные березняки Закавказья и их фитоценотические особенности. — Бот. журн., т. 60, № 10, с. 1490—1496.

Зеленый облик города Баку. Баку: Гянджлик. 137 с.

О перезимовке интродуцированных видов сосны на Апшероне. — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, вып. 97, с. 28—31.

Staphylea colchica — новый вид для флоры Азербайджана. — Бот. журн., т. 60, № 12, с. 1769—1770.

1976. Ассортимент деревьев и кустарников для озеленения Баку и Апшерона. Баку: Азернешр. 78 с.

Высокогорные дубравы Гек-Гельского заповедника. — Лесоведение, № 4, с. 82—87.

Платан восточный — уникальный памятник природы. — Природа, № 2, с. 128—130.

1977. Новое местонахождение железного дерева на Большом Кавказе. — Бот. журн., т. 62, № 2, с. 248—250.

Эколого-географические особенности высокогорной дендрофлоры Талыша. — В кн.: Проблемы ботаники. Баку: Элм, с. 30—34.

1978. Закономерность формирования растительного покрова на острове Сара (Каспийское море). — В кн.: Экология и рац. использ. островных экосистем. МАБ, Владивосток, с. 31—32.

Лесоводственное значение изучения динамики климатической границы лесов и лесной растительности в высокогорьях восточного Закавказья. — В кн.: Использование раст. высокогорий СССР. Ставрополь, вып. 2, с. 67—72.

Редкие и исчезающие виды дендрофлоры Азербайджана и их использование в озеленении и лесных культурах: Тез. докл. по интрод. акклимат. растений и охране окруж. среды. Тбилиси: Мецниереба, с. 50—52.

1979. Красная книга и охрана природы. — Бот. журн., т. 64, № 10, с. 1507—1511.

Перспективы развития культуры маслины на Апшеронском полуострове. — Сб. XV сес. Совета бот. садов Закавказья. Сухуми, с. 15—18.

Растительность. — В кн.: Природные условия и ресурсы Апшерона. Баку: Элм, с. 125—130.

Субтропические леса Талыша. Баку: Элм. 157 с.

1981. Перспективы развития ореховодства в Азербайджане. — Лесн. хоз-во, № 10, с. 67—68.

Платан восточный, орех грецкий и их значение в озеленении и лесонасаждении. Баку: Азернешр. 58 с.

Современное состояние, пути улучшения и восстановления тугайных лесов Азербайджана. — Тез. докл. Всес. научн.-техн. совещ. М., с. 34—37.

1982. Важнейшие третичные реликты дендрофлоры восточного Закавказья и их охрана. — VIII дендролог. конгресс соц. стран. Тбилиси: Мецниереба. 168 с.

Инвентаризация уникальных фитоценозов и редчайших живых памятников природы: Мат. Всес. конф. — В кн.: Охрана растит. сообщ. редких и исчезающих экосистем. М.: Изд-во ВНИИ охраны природы, с. 67—69.

Многоствольная форма сосны Коха: Тез. XVIII сес. Совета бот. садов Закавказья. Тбилиси: Мецниереба, с. 9—12.

О динамике верхней границы лесов в восточном Закавказье. — Мат. VIII Всес. совещ. изучен. и освоения флоры и растит. высокогорий. Свердловск, с. 76—77.

Охрана горных экосистем и вопросы рационального природопользования Азербайджанской ССР. — Экология, № 6, с. 61—63.

Растительные сообщества с редкими видами растений в Азербайджанской ССР. — В кн.: Охрана редких растит. сообщ. М.: Изд-во ВНИИ охраны природы, с. 67—75.

1983. Взаимоотношение сосны Коха с широколиственными породами и ее внутривидовая популяция в лесах Закавказья. — Лесн. хоз-во, № 11, с. 37—39.

Изучение влияния антропогенных факторов на процессы естественного возобновления в высокогорных березняках северо-восточной части Большого Кавказа. — Тез. докл. VII делегатского съезда ВБО. Л.: Наука, с. 314.

Ш. О. Бархалов, А. М. Аскеров.

Институт ботаники АН АзССР,
Баку.

Получено 30 VIII 1983.

УДК 92 : 58(47+57) Бот. журн., т. 69, № 7

ТАТЬЯНА СЕРГЕЕВНА ГЕЙДЕМАН

(К 80-летию со дня рождения и 55-летию научной и педагогической деятельности)

K. R. VITKO, L. P. NIKOLAYEVA. TATYANA SERGEEVNA GEIDEMAN (TOWARDS THE 80TH BIRTHDAY AND THE 55TH ANNIVERSARY OF SCIENTIFIC AND PEDAGOGIC ACTIVITY)

11 XI 1983 г. исполнилось 80 лет со дня рождения Татьяны Сергеевны Гейдеман, заслуженного деятеля науки Молдавской ССР, члена-корреспондента АН МССР, доктора биологических наук, профессора, крупного исследователя растительного покрова Кавказа и Молдавии, внесшей неоценимый вклад в развитие ботанической науки в Молдавской ССР, в подготовку специалистов-биологов.

Т. С. — первый директор впервые созданного в Молдавии в 1950 г. Ботанического сада, член-учредитель Молдавского отделения Всесоюзного ботанического общества, автор первого в республике «Определителя высших растений Молдавской ССР» (1954); при ее непосредственном и активном участии совместно с профессором В. Н. Андреевым создан Центральный республиканский гербарий, под ее руководством написан коллективный труд «Полезные дикорастущие растения Молдавии» (1962), разработана типология лесов республики.[1]

Последнее десятилетие явилось новым творческим периодом в научной деятельности Т. С. Итогом углубленного флористического изучения Молдавии стало второе, переработанное и дополненное, издание «Определителя высших растений Молдавской ССР» (1975), в котором приводятся 2122 вида, произрастающих в естественных условиях и наиболее широко распространенных в культуре. Трудно переоценить значение этой работы, широко используемой ботаниками, агрономами, лесоводами и другими практическими работниками, а также студентами вузов биологического профиля.

Большое практическое значение имеют работы Т. С. по типологии лесов Молдавии. Предложенная ею в 1964 г. классификация типов леса («Типы леса и лесные ассоциации Молдавской ССР») дополнена и уточнена на основании как дальнейших маршрутных, так и стационарных исследований структуры, изучения экологии и продуктивности основных типов лесных сообществ. Разработанная Т. С. классификация типов леса положена в основу лесоустроительных работ, проведенных в республике в 1965 и 1975 гг., и очередного лесоустройства в 1985 г.

В настоящее время Т. С. особенно большое внимание уделяет исследованиям, связанным с вопросами рационального использования и охраны растительного мира Молдавии, природа которой испытывает интенсивное антропогенное воздействие. Т. С. — один из основных авторов «Красной книги Молдавской ССР» (1978), сейчас участвует в подготовке ее второго, дополненного, издания. С 1976 г. под руководством Т. С. проводилась важная в практическом отношении работа по выявлению состояния популяций редких и исчезающих видов растений, а также по биологии этих видов с целью разработки правильной системы мероприятий, обеспечивающей сохранение видов в условиях густонаселенной Молдавии. Итогом данной работы стала монография «Редкие виды флоры Молдавии (биология, экология, география)» (1982). Разработанные рекомендации переданы для практического использования Государственному комитету Молдавской ССР по охране природы. Т. С. работает по программе МАВ на территории Молдавии в плане изучения экосистем широколиственных лесов и выявления эталонных участков различных типов леса.

В результате многолетних исследований растительного покрова заповедника «Кодры» под ее руководством и при активном участии издан «Конспект флоры заповедника „Кодры“». Т. С. — автор и член редакционной коллегии совместной монографии ботаников трех республик «Охрана важнейших ботанических

[1] Подробно о научной и общественной деятельности Т. С. Гейдеман до 1974 г., а также список опубликованных работ см.: Бот. журн., 1974, т. 59, № 8, с. 1229—1233.

объектов Украины, Белоруссии, Молдавии» (1980). В последние годы Т. С. ведет большую работу по подготовке 5-томного иллюстрированного издания «Растительный мир Молдавии», 4 тома которого подготовлены к печати.

И в настоящее время Т. С. выполняет многообразную общественную работу. На протяжении последних 15 лет она возглавляла Молдавское отделение Всесоюзного ботанического общества, в настоящее время избрана Почетным членом ВБО и Почетным председателем МО ВБО, активно работает как член РИСО АН МССР и заместитель главного редактора «Известий АН МССР» (серия биологических и химических наук), состоит членом ряда ученых и проблемных советов, постоянно выступает в качестве официального оппонента на защитах кандидатских и докторских диссертаций.

Не только научные заслуги, эрудиция, активная общественная позиция снискали Т. С. глубокое уважение и авторитет. Все, кому выпало счастье работать с ней, учиться у нее, отмечают ее высокие душевные качества, простоту в обращении, уважение к людям, принципиальность. Поражают огромная работоспособность, трудолюбие и организованность Т. С., благодаря чему она всегда выполняет намеченные планы.

Сердечно поздравляем Татьяну Сергеевну Гейдеман со знаменательной датой жизни и трудовым юбилеем, желаем многих лет радости творчества и свершений!

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ Т. С. ГЕЙДЕМАН

1974. Лекарственные растения флоры Молдавии и их охрана. — Раст. ресурсы, т. 10, № 4, с. 494—498. (Совместно с К. Р. Витко).

1975. Определитель высших растений Молдавской ССР. Изд. 2-е, перераб. и доп. Кишинев: Штиинца. 576 с.

Папоротники Молдавии. — В кн.: Охрана природы Молдавии, вып. 13. Кишинев: Штиинца, с. 84—88. (Совместно с В. А. Киртокой).

Редкие и исчезающие виды флоры Молдавии, подлежащие охране. — В кн.: Охрана природы Молдавии. Кишинев: Штиинца, вып. 13, с. 75—81. (Совместно с Л. П. Николаевой).

Экология и продуктивность дубовых лесов Центральной Молдавии. — Тез. докл., представленных XII междунар. бот. конгрессу, т. 1. Л.: Наука, с. 182. (Совместно с А. И. Истратием, В. А. Киртокой, С. Н. Лазу, Г. Г. Постолаке).

1976. Гербарий Ботанического сада Академии наук Молдавской ССР. — Бот. журн., т. 61, № 2, с. 290.

О луговой растительности Молдавии. — В кн.: Естественные кормовые ресурсы Советского Союза и перспективы их рационального использования. М.: Наука, т. 2, с. 441—456. (Совместно с М. М. Космодамианской, Л. П. Пожарисской).

О размере листовой поверхности древесных пород в грабовой дубраве из дуба скального в Молдавии. — Изв. АН МССР, сер. биол. и хим. наук, № 3, с. 5—8. (Совместно с А. И. Истратием, В. А. Киртокой, С. Н. Лазу).

О распространении вязеля изящного *Coronilla elegans* Panč. на территории Молдавской ССР. — Изв. АН МССР, сер. биол. и хим. наук, № 2, с. 5—12.

1978. Дополнение к флоре Молдавии. — Изв. АН МССР, сер. биол. и хим. наук, № 2, с. 84—85.

Красная книга Молдавской ССР. Кишинев: Картя Молдовеняскэ. 118 с. (Совместно с Л. П. Николаевой).

Молдавское отделение Всесоюзного ботанического общества. — Бот. журн., т. 63, № 11, с. 1703—1704. (Совместно с К. Р. Витко).

Типы леса и лесные почвы Каприяновского лесничества Молдавской ССР. — Тез. докл. II республ. совещ. «Биогеоценология, антропогенные изменения растительного покрова и их прогнозирование». Киев: Наук. думка, с. 80—81. (Совместно с Л. Н. Рябининой).

Типы леса и лесные почвы Центральной Молдавии. — Тез. докл. VI делегат. съезда ВБО. Л.: Наука, с. 194—195. (Совместно с Л. Н. Рябининой).

Характеристика растительности будущего природного парка Молдавии. — Изв. АН МССР, сер. биол. и хим. наук, № 4, с. 5—12. (Совместно с Г. П. Симоновым).

Экология и биологическая продуктивность грабовой дубравы Молдавии. Кишинев: Штиинца. 134 с. (Совместно с А. И. Истратием, В. А. Киртокой, С. Н. Лазу).

Экологическая и фитоценотическая характеристика растительности. — В кн.: Исследования Ботанического сада АН МССР (1947—1977 гг.). Кишинев: Штиинца, с. 106—118. (Совместно с К. Р. Витко).

Экологический и географический анализ флоры Молдавии. — Тез. докл. VI делегат. съезда ВБО. Л.: Наука, с. 299—300.

1979. Основные принципы инвентаризации флоры заповедных территорий (на примере заповедника «Кодры»). — Тез. докл. республ. научн. конф. «Современные задачи охраны и рационального использования флоры Молдавии». Кишинев: Отдел печати КГУ, с. 25—26. (Совместно с С. И. Маником, Л. П. Николаевой, Г. П. Симоновым).

VI делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества. — Изв. АН МССР, сер. биол. и хим. наук, № 2, с. 83—84. (Совместно с А. А. Чеботарем, К. Р. Витко).

1980. Конспект флоры заповедника «Кодры». Кишинев: Штиинца. 233 с. (Совместно с С. Н. Маником, Л. П. Николаевой, Г. П. Симоновым).

О сохранении генофонда дикорастущих растений Молдавии. — Тез. докл. конф. «Генетические проблемы загрязнения окружающей среды на территории Молдавской ССР». Кишинев: Штиинца, с. 43—45.

О флоре сосудистых растений известняковых гряд (толтр) Молдавии. — В кн.: Флористические и геоботанические исследования в Молдавии. Кишинев: Штиинца, с. 28—36.

Охрана важнейших ботанических объектов Украины, Белоруссии, Молдавии. Киев: Наук. думка. 392 с. (Совместно с Ю. Р. Шеляг-Сосонко, В. И. Парфеновым, В. И. Чопиком и др.).

Памяти Павла Дионисьевича Ярошенко. — Бот. журн., т. 65, № 4, с. 592—601.

1981. Об адаптации растений в фитоценозах к условиям среды. — Изв. АН МССР, сер. биол. и хим. наук, № 3, с. 28—33.

Растительный покров Сарата-Галбенского заказника лекарственных растений (Молдавская ССР). — Изв. АН МССР, сер. биол. и хим. наук, № 6, с. 14—19. (Совместно с К. Р. Витко, А. Ф. Райлян).

1982. Редкие виды флоры Молдавии (биология, экология, география). Кишинев: Штиинца. 104 с. (Совместно с К. Р. Витко, А. И. Истратием, В. А. Киртокой, Л. П. Николаевой, Г. Г. Постолаке).

1983. В Молдавском отделении Всесоюзного ботанического общества. — Изв. АН МССР, сер. биол. и хим. наук, № 5, с. 74—75.

О константности видов растений в лесах Кодр Молдавии. — Изв. АН МССР, сер. биол. и хим. наук, № 5, с. 27—35.

Рецентные миграции в растительном покрове Молдавской ССР. — Изв. АН МССР, сер. биол. и хим. наук, № 6, с. 3—9.

К. Р. Витко, Л. П. Николаева.

Ботанический сад АН МССР,
Кишинев.

Получено 18 VII 1983.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 584.9

Heinrich Walter. Bekenntisse eines Ökologen. Erlebtes in acht Jahrzehnten und Forschungsreisen in allen Erdteilen mit Schlussfolgerungen. 3 Auflage. — Stuttgart; New York: Gustav Fischer Verlag. 1982. 365 S. 19 dm. (**Г. Вальтер. Исповедь эколога. Пережитое за восемь десятилетий и исследовательские путешествия во все части земного шара.** 1982)

T. A. RABOTNOV. *H. WALTER*. A CONFESSION OF AN ECOLOGIST. THE 80 YEARS EXPERIENCE AND SCIENTIFIC TRIPS TO ALL PARTS OF THE GLOBE. 1982

Рецензируемая книга — воспоминания всемирно известного ботаника Г. Вальтера. За короткий срок, с 1980 по 1982 г., она опубликована трижды, что служит доказательством актуальности ее содержания, а также целесообразности публикации воспоминаний выдающихся ученых. Нет сомнения в том, что «Исповедь эколога» Вальтера содержит много интересного для советских ботаников. Книга дает представление о его жизненном пути, об условиях, в которых он работал, о путешествиях во многие страны; в ней содержатся характеристики ученых, с которыми он встречался, общие соображения об изучении экологии растений и об охране природы и др.

Ниже предпринята попытка кратко изложить и отчасти прокомментировать содержание книги.

Вальтер родился 21 X 1898 г. в Одессе, где он прожил до 1918 г. В его семье говорили как на немецком, так и на русском языках. В 1915 г. после окончания реального училища и сдачи дополнительного экзамена по латинскому языку Вальтер поступил в университет (в Одессе), окончить который ему не удалось: в то время шла война и в 1916 г. он был мобилизован и направлен в Юнкерское училище. По окончании училища он стал артиллерийским офицером, но воевать ему не пришлось, так как война с Германией закончилась. В 1918 г. он переехал в Дерпт (Тарту), где был создан университет с преподаванием на немецком языке; здесь он продолжил свое ботаническое образование под руководством профессора P. Clausius. В 1919 г. Вальтер переехал в Германию, где окончил Иенский университет и выполнил под руководством профессора E. Stahl работу по экспериментальной морфологии растений для получения ученой степени доктора. Таким образом, в возрасте 21 года Вальтер завершил университетское образование и стал доктором наук. Профессор Stahl читал в Иене курс экологии растений, но его содержание не удовлетворяло Вальтера, так как, несмотря на интересные сведения, в лекциях отсутствовали крупные обобщения, что, по мнению Вальтера, было обусловлено тем, что использовались лишь данные исследований, проведенных в Европе. Несомненно, однако, что общение с профессором Stahl и его лекции повлияли на выбор Вальтера и придали его дальнейшим исследованиям экологическое направление.

С 1920 по 1932 г. Вальтер работал вначале ассистентом, а затем доцентом на кафедре ботаники Гейдельбергского университета, руководимой физиологом растений L. Jost, капитальный труд которого «Физиология растений» был переведен на русский язык в 1914 г. В числе сотрудников кафедры, помимо профессора Jost, были экстраординарный профессор H. Gluck (специалист по водным растениям), доцент Lieske и 2 ассистента: Вальтер и доктор Erna Schenk (ученица профессора G. Klebs, заведовавшего кафедрой до профессора Jost),

которая в 1924 г. стала женой Вальтера и во многом способствовала его успешной научной деятельности. Такой немногочисленный состав сотрудников кафедры был характерен, во всяком случае в то время, для немецких университетов. Профессор Jost обеспечивал сотрудникам кафедры возможность проведения исследовательской работы, и Вальтер очень быстро (в 1923 г.) выполнил работу в области физиологии клетки, послужившую ему в качестве диссертации для получения второй ученой степени, по принятой тогда в Германии, а ныне в ГДР и ФРГ системе, что давало ему право быть доцентом, читать лекции. Столь необычно быстрый рост научной квалификации Вальтера был, несомненно, обусловлен его выдающимися способностями и свойственной ему организованностью.

Темой своей пробной лекции Вальтер выбрал «Растительность Восточной Европы и Кавказа в зависимости от климата и почвы». Он уже имел некоторое представление о растительности южной части Украины и отчасти Кавказа, поскольку будучи студентом университета в Одессе совершил с профессором Б. Б. Гриневецким экскурсию в Колхиду. К тому же, владея русским языком, он использовал для лекции многочисленные литературные источники. В Гейдельберге Вальтер начал читать курс «Введение в ботаническую географию Германии». Одновременно он вел исследовательскую работу в области экспериментальной экологии растений по проблеме водного режима растений и опубликовал по этому вопросу ряд ценных работ, в том числе две книги. Работа на кафедре, руководимой физиологом растений профессором Jost, несомненно оказала влияние на применение Вальтером при экологических исследованиях методов, разработанных физиологами растений. Результаты своих экологических исследований Вальтер использовал в лекциях. Он также стремился «экологически воспитывать» студентов во время экскурсий в природе, где они измеряли температуру, освещенность, испаряемость, а также pH и содержание $CaCO_3$ в почве. К этому периоду относятся знакомство Вальтера с Г. Гамсом (H. Gams) и совместная работа в полевых условиях. Вальтер отмечает, что Гамс оказал на него как на эколога положительное влияние. Свои лекции по ботанической географии Германии Вальтер опубликовал в 1928 г. в книге «Введение в общую ботаническую географию Германии».

Общие разделы этой книги (флористическая, экологическая и историческая география растений) были переведены на русский язык и с дополнениями, относящимися к растительности СССР, опубликованы в книге Г. Вальтера и В. Алехина «Основы ботанической географии» (1936). В Предисловии к этой книге В. В. Алехин писал: «Я не знаю в литературе другой книги, которая подобно книге проф. Г. Вальтера „Введение в ботаническую географию Германии“ давала бы столь ясное и столь глубокое представление об основных вопросах географии растений, экологии растений и фитоценологии. Я считаю появление этой книги исключительным явлением в области ботанических знаний».

Как талантливый молодой исследователь Вальтер получил в 1929 г. стипендию Рокфеллера, обеспечивающую материальную возможность в течение года проводить научные исследования в одном или в двух научных учреждениях США. Вальтер выбрал для проведения исследований пустынную лабораторию в Таксоне (Аризона), а также Линкольн (Небраска), где работал выдающийся американский эколог Дж. Уивер (J. Weaver), известный своими трудами в области изучения прерий, а также корневых систем растений и опубликовавший совместно с Ф. Клементсом (F. Clements) превосходную книгу «Экология растений» (первое издание 1929 г., второе — 1938), которая, к сожалению, не была переведена на русский язык. Лаборатория в Таксоне была организована в 1903 г. Д. Мак Дуголлом (D. W. B. McDougall), выполнившим ряд исследований по экологии кактусов. В период работы Вальтера в Таксоне лабораторией руководил F. Shreve — ученый, внесший существенный вклад в изучение растительности пустынь Северной Америки; его жена E. Shreve была известна своими работами в области экологии водного режима ксерофитов.

В Таксоне Вальтер провел обширные физиолого-экологические исследования. На основе изучения концентрации клеточного сока он обосновал представление об «активности воды» в растении, о ее термодинамическом состоянии, названном им «гидратурой растений». Результаты этих, а также исследований,

проведенных им в других районах США, он опубликовал в книге «Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-oecologische Bedeutung» (1931), получившей широкое признание. Изучая водный режим растений, Вальтер пришел к выводу о необходимости длительных наблюдений в природе в различные сезоны года, что позволяло выяснить приспособления растений к изменяющимся условиям среды.

Исследования гидратуры растений Вальтер продолжил в Линкольне в высокозлаковой прерии. Здесь он получил приглашение от Клементса поработать в высокогорной лаборатории на пике Пайкс в Колорадо. Это обеспечило возможность проведения наблюдений над гидратурой растений в условиях, отличающихся от пустыни и прерии. Вальтер характеризует Клементса как выдающегося теоретика, но его представление о климаксе, по мнению Вальтера, менее соответствует действительности, нежели представление русских ученых о зональной и азональной растительности.

По возвращении из США Вальтер принял приглашение заведовать кафедрой ботаники в Высшей технической школе в Штуттгарте, где он проработал по 1941 г. За это время он совершил 2 (в 1934 и в 1937 гг.) длительных путешествия в Африку, где провел экологические и геоботанические работы на обширной территории, особенно в юго-западной Африке. Здесь Вальтер уделил много внимания вопросам сельскохозяйственного, особенно пастбищного использования земель. На основе наблюдений, проведенных в Африке, Вальтер опубликовал много работ, в том числе книгу о сельском хозяйстве юго-западной Африки.

В 1945 г. Вальтер начал заведовать кафедрой ботаники Высшей сельскохозяйственной школы в Гоенгейме в пригороде Штуттгарта — старейшем (организованном в 1818 г.) высшем сельскохозяйственном учебном заведении, получившим в 1967 г. статут университета. В настоящее время Вальтер — заслуженный профессор этого учреждения.

Период с 1946 г. по настоящее время был особенно продуктивным для Вальтера. Ему представилась возможность ознакомиться с растительностью многих стран: 1952—1953 гг. — юго-западная Африка (ранее изученная им в 1934 и 1937 гг.), 1954—1955 гг. — Анатолия (Турция) и частично Иран, Сирия, Иордания, Ливан, 1958—1959 гг. — Австралия (включая Тасманию) и Новая Зеландия, 1965—1966, 1968 гг. — Южная Америка (Бразилия, Аргентина, Чили, Венесуэла). В 1960 г. Вальтер проводил изучение пустынь в Египте, а впоследствии знакомился с растительностью Туниса и Марокко (ранее он посетил Ливию). В 1969 г. Вальтера пригласили читать лекции в Университете штата Юта (США), что позволило ему собрать дополнительный материал о растительности Северной Америки. Помимо того, Вальтер участвовал в международных ботанико-географических экскурсиях в Испании, Греции, Финляндии, северной Норвегии и др. Никто из ботаников не обладает столь широким опытом непосредственного ознакомления с растительностью Земли, как Вальтер. Важно отметить, что оно было осуществлено экологом в период его научной зрелости.

В воспоминаниях достаточно подробно излагаются результаты исследований, проведенных Вальтером в разных странах. Однако содержащиеся в книге данные о растительности в значительной мере вошли в его «Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика» — замечательное обобщение, которое вряд ли кто, кроме Вальтера, мог написать. Эта работа, полностью переведенная на русский язык, хорошо известна советским ботаникам и географам. Для характеристики климата отдельных регионов в ней использованы климадиаграммы. Разработкой метода их составления Вальтер начал заниматься после доклада Р. Госсена (R. Goussen) на Международном ботаническом конгрессе в 1954 г. Он составил и опубликовал совместно с с Х. Литом (H. Lieth) и другими около 8 тыс. климадиаграмм, характеризующих климат различных регионов. На основе этих данных в работе «Klimadiagram-Karten» совместно с E. Harnnickell и D. Mueller Dombois (1975) дана экологическая классификация климатов земного шара.

Придавая большое значение климату, Вальтер в «Исповеди эколога» в ряде случаев подчеркивает необходимость учета обеспеченности растений элементами минерального питания, в первую очередь азотом и фосфором. В частности,

особенности растительности Центральной Бразилии — «campos cerados», по Вальтеру, обусловлены не недостатком влаги, а бедностью почвы доступными для растений азотом, фосфором и микроэлементами. Вальтер уделяет должное внимание воздействию человека на растительность. На многих примерах он показывает деградацию растительного покрова под влиянием чрезмерного выпаса и других антропогенных факторов.

Заключительный раздел «Исповеди эколога» посвящен соображениям о мерах по охране природы. Начиная с 1946 г. Вальтер публикует многотомный учебник ботаники, названный им «Введение в фитологию» («Einführung in die Phytologie»): первый том «Общая ботаника» — 4 издания (1946, 1947, 1952, 1961); второй том «Основы систематики растений (специальная ботаника)» — 3 издания (1948, 1952, 1961); третий том «Учение о местообитании (экологическая геоботаника)» — 2 издания (1951, 1960) — превосходный учебник экологии растений, не утративший своего значения по настоящее время; четвертый том «Учение об ареале (историко-флористическая геоботаника)» — первое издание в 1954, второе (совместно с G. Straka) — в 1970 г.

Вальтер назвал свой учебник «Введение в фитологию». В связи с современными представлениями об отнесении грибов и бактерий не к растениям, а к особым царствам организмов выделение фитологии вместо ботаники наряду с микологией и бактериологией следует признать целесообразным.

Вальтер опубликовал превосходный краткий учебник «Общая геоботаника» — первое издание в 1973, второе — в 1979 г. (переведено на русский язык в 1982 г.). Из других крупных работ, опубликованных в 70-х годах, следует упомянуть монографии «Vegetationszonen und Klima» (4 издания — 1970, 1973, 1978, 1979); «Die Vegatation Osteuropas, Nord und Zentralasies» (1974); «Die ökologischen Systeme der Kontinente (Biogeosphere)» (1976).

В настоящее время Вальтер совместно со своим учеником (S. W. Breckle) подготовил 3-томную сводку «Ökologie der Erde», первый том «Ökologische Grundlagen in globaler Sicht» уже опубликован, второй «Spezielle Ökologic der Tropischen und Subtropischen Zonen» и третий «Spezielle Ökologie der Gemässigten und Arktischen Zonen» — в печати. У Вальтера много учеников, в том числе один из самых выдающихся экологов и фитоценологов современности Г. Элленберг (H. Ellenberg), работавший вместе с ним в Гоенгеймском университете вначале ассистентом, а затем доцентом. Элленберг посвятил Вальтеру второе издание своей книги «Zeigewerte d. Gefässpflanzen Mitteleuropus» (1979); в посвящении он пишет, что Вальтер оказал ему поддержку в начале работы по составлению экологических шкал растений.

Во многих из перечисленных выше работ, а также в ряде обзоров о пустынях Прикаспия, Каракумов, Памира, Средней Азии, Казахстана и др. Вальтер широко использовал (с соответствующими ссылками) данные советских геоботаников и экологов и тем самым обеспечил возможность ознакомления с ними исследователей, не владеющих русским языком. Это заслуживает признательность со стороны советских ботаников.

Научные заслуги Вальтера получили широкое международное признание. Он почетный член многих научных обществ, член Немецкой академии естественных наук «Леопольдина», член Всемирной академии искусств и наук, член-корреспондент Австрийской академии наук и Национальной академии наук в Буэнос-Айресе, почетный доктор Венского университета.

Знакомясь с «Исповедью эколога» Вальтера, приходится удивляться и восхищаться тем, как много он сделал для ботанической науки. Несомненно, это было обусловлено его выдающимися способностями. Немалое значение, очевидно, имели его организованность, работоспособность. Еще в возрасте 14 лет он поставил перед собой задачу беречь здоровье (не курить, не употреблять алкогольных напитков), тренировать тело и волю, что, вероятно, в большой степени способствовало его работоспособности. Успех в работе был связан с повседневной помощью, которую ему оказывала его жена, доктор Erna Walter, в течение почти 60 лет. Ей Вальтер и посвятил свою «Исповедь эколога».

Т. А. Работнов.

Московский государственный университет.

Получено 22 II 1983.

Е. А. Агелеуов. Пойменные луга реки Урал. Алма-Ата: Наука, КазССР, 1982. 224 с. Т. 1500. Ц. 2 р.

L. N. ALEXEENKO. *E. A. AGELEUOV*. FLOOD PLAIN MEADOWS OF THE URAL RIVER. 1982

Казахская ССР — крупнейший в СССР район животноводства, поэтому проблема создания устойчивой кормовой базы в этом регионе с каждым годом приобретает все большее и большее значение. Пойменные луга реки Урал, занимающие около 1.2 млн. га, играют весьма важную роль в кормовом балансе хозяйств ряда областей Казахской ССР и РСФСР, тяготеющих к пойме Урала, поэтому следует приветствовать появление обстоятельной монографии Е. А. Агелеуова. Значение рецензируемой работы определяется не только тем, что она дает всестороннее представление о характере луговой растительности в настоящее время, но и является основой для разработки мероприятий по охране, рациональному использованию и повышению продуктивности кормовых угодий поймы р. Урал.

Монография состоит из краткого Предисловия, пяти глав, небольшого Заключения, списка литературы (277 наименований). Она проиллюстрирована 17 рисунками и содержит 36 таблиц.

В Предисловии (с. 3—5) подчеркнуто значение пойменных лугов как кормовой базы для обширного региона. Автор справедливо отмечает, что до сих пор эти луга изучены слабо. В опубликованных ранее работах (Ларин, 1929; Фурсаев, Хвалина, 1946; Иванов, 1953; Савоськина, 1972, и др.) охарактеризованы лишь некоторые участки долины реки. Вполне естественно, что эти материалы (к тому же они нередко 30—50-летней давности) не дают представления о современном состоянии лугов в пойме всей реки, не позволяют делать широких научных и практических обобщений.

Глава 1 (с. 6—40) посвящена описанию геологического строения, геоморфологии, климата и гидрогеологии бассейна р. Урал. Большое внимание уделено эколого-геоморфологическим особенностям поймы, которые рассматриваются автором в свете концепции пойменных ландшафтов Р. А. Еленевского (1936), в плане работ А. П. Шенникова (1941), Е. В. Шанцера (1951). Не вызывает возражения и вывод автора о том, что «каждый тип поймы, сохраняя основные черты геоморфологической структуры, в то же время в своем ландшафтном облике перестраивается по мере движения с севера на юг, отражая основные черты каждой географической и климатической зоны, являясь как бы зональным подтипом». Но дальше: «Исходя из этого, пойму Урала мы подразделили на следующие г е о б о т а н и ч е с к и е (!?) районы» (с. 26—27, разрядка моя. — *Л. А.*). Такой подход к выделению геоботанических районов вызывает возражения. При любой территориальной дифференциации на природной основе растительности следует отдать предпочтение, признавая ее особую роль. Тем более это необходимо иметь в виду в ботанической работе, в которой следовало бы руководствоваться общепринятыми критериями при выделении геоботанических районов (Александрова, 1968; Грибова, Исаченко, 1972; Юркевич и др., 1981, и др.).

Заканчивается эта глава систематическим списком и краткой характеристикой почв поймы р. Урал.

Глава 2 (с. 41—76) «Флора поймы реки Урал» характеризует с разных сторон видовой состав пойменных лугов. Флористические сборы автора на протяжении 20 лет охватили бассейн всего Урала, и с учетом исследований других ботаников сводный список насчитывает 914 видов цветковых растений. При этом автор подчеркивает, что он не исчерпывает до конца всего богатства флоры, так как из-за сезонности полевых исследований не полностью выявлены ранневесенние и позднеосенние однолетники, в список не вошли растения прибрежно-водных и водных местообитаний.

Агелеуов провел анализ систематического, эколого-фитоценотического и эколого-морфологического составов флоры поймы, рассмотрел принадлежность всех выявленных видов к тому или иному экологическому типу.

Большой интерес представляет раздел о доминантах пойменных лугов. Отмечая интересный и своеобразный подход Е. П. Матвеевой (1967) к их классификации, автор использовал его в своих исследованиях. Заканчивается эта глава анализом путей формирования флоры поймы Урала. Автор показал, что преобладающими элементами флоры являются северные (лесные и степные) виды, их расселение шло с Южного Урала и из долины Волги, что и обусловило ярко выраженный европейский облик всей флоры. Столь всеобъемлющий анализ видового разнообразия лугов вновь и вновь свидетельствует о хорошей школе флористов в г. Уральске.

Глава 3 (с. 77—165) посвящена геоботанической характеристике пойменных лугов р. Урал. Их анализу предпослан краткий обзор принципов классификации лугов. Отмечая, что традиционные (по А. П. Шенникову) подходы при классификации лугового типа растительности встречают резкую критику со стороны некоторых геоботаников (Миркин, 1968, 1981; Александрова, 1968, 1969, и др.), Агелеуов тем не менее достаточно убедительно аргументирует целесообразность использования фитоценологических принципов Шенникова с сохранением таксона «формация» для региональных классификаций луговой растительности.

Глава содержит обширный и интересный фактический материал, характеризующий особенности настоящих лугов, которые занимают 50—55% луговой площади. Отмечено своеобразие остепненных лугов (20—25% площади лугов), подчеркнута специфика болотистых лугов (10—15%), тяготеющих к пониженным участкам поймы с временно и постоянно избыточным увлажнением. В травостое этих лугов, как отмечает автор, заметную роль начинают играть галофиты. Впервые данная в таких масштабах (охвачена вся пойма р. Урал) характеристика луговой растительности является хорошим фундаментом для разработки рекомендаций по ее рациональному использованию.

Бассейн р. Урал занимает более 231 тыс. км^2 и находится в нескольких природных зонах, что обусловливает большое различие лугов на отдельных участках поймы. Глава 4 (с. 166—195) и посвящена географическому обзору пойменных лугов. На основании характеристики лугов каждого из шести выделенных автором геоботанических районов сделано два вывода: 1) луговая растительность поймы претерпевает существенные изменения по мере продвижения от верховьев реки к ее дельте; 2) своеобразный состав луговой растительности каждого геоботанического района требует дифференцированного подхода при использовании кормовых угодий.

К сожалению, в целом интересный и обширный материал, положенный в основу этой главы, в книге представлен слишком схематично. Весь географический обзор лугов свелся по существу к анализу соотношения настоящих, остепненных и болотистых лугов на фоне краткого описания рельефа поймы. Специфика видового состава лугов, особенности организации фитоценозов, экологические связи между ассоциациями в одних и тех же формациях, но в разных геоботанических районах, изменение кормового достоинства разных типов лугов от верховьев реки к дельте и многие другие вопросы остались неосвещенными. Практически в главе дано краткое описание структуры луговой растительности, но отсутствует сравнительный анализ ее особенностей по геоботаническим районам. Все это несколько обедняет интересную в целом монографию. По-видимому, часть рисунков профилей поймы целесообразно было бы заменить схемой районирования, а фотографии наиболее характерных ландшафтов поймы и типичных лугов, несомненно, украсили бы работу.

Заканчивается монография краткой главой 5 (с. 196—204), в которой дана оценка кормовых ресурсов поймы, намечаются пути улучшения пойменных лугов и охраны природы поймы. Автор показал, что свыше 71% площади лугов используется для заготовки сена; урожай его колеблется от 6—7 до 30—33 ц/га, остальная площадь занята пастбищами, среди которых много перетравленных, выбитых и засоренных участков.

Среди мероприятий, направленных на повышение продуктивности пойменных лугов, автор намечает такие, как уничтожение сорных грубостебельных растений, введение сенокосо- и пастбищеоборотов, регулирование водного режима и внесение удобрений, особенно азотных, и др. Рекомендации автора не вызывают сомнения, однако они очень скупо иллюстрированы примерами. Еще

больше не повезло разделу «Охрана природы поймы». В нем лишь подчеркивается целесообразность создания в прирусловой части поймы противоэрозионных лесных полос и констатируется факт организации в 1968 г. двух заказников, которые, по мнению Агелеуова, целесообразно превратить в заповедники.

Автор располагает большим материалом и многолетним опытом работы на пойменных лугах, и поэтому данная глава монографии должна бы стать квинтэссенцией флористических, геоботанических и ботанико-географических исследований, лежащих в основе дифференцированной (по каждому пойменному массиву или геоботаническому району) комплексной системы мероприятий по рациональному использованию и повышению продуктивности лугов.

В кратком Заключении (с. 205—209) Агелеуов вновь подчеркивает сильное влияние на пойменную растительность зональных условий. Анализ флоры и истории ее развития наряду с географическим обзором лугов дает автору основания при ботанико-географическом делении долину р. Урал относить к областям, связанным с Европой, а не с Азией. Автор подчеркивает, что луговой тип растительности, занимая от 50 до 85% площади поймы, сформировался в основном на месте сведенных человеком древесно-кустарниковых ценозов. Геоботаническая характеристика и географический обзор пойменных лугов позволяют автору отметить специфические особенности лугов каждого геоботанического района и показать, что увеличение кормовых ресурсов поймы р. Урал должно идти в первую очередь за счет регулирования водного режима на лугах, введения сенокосо- и пастбищеоборотов и других агротехнических мероприятий.

Безусловно, в небольшой по объему книге Агелеуов не мог уделить много внимания всем вопросам, связанным с характеристикой современного состояния луговой растительности в пойме Урала, ее рациональным использованием и охраной. К сожалению, в книге имеются недостатки, касающиеся преимущественно оформления некоторых таблиц, литературы и стиля изложения. Однако книга полезна уже тем, что в ней представлен новый и обширный материал по мало изученным лугам всей поймы р. Урал, приводятся необходимые и очень полезные сведения о таком своеобразном природном явлении, как пойменные луга р. Урал.

Несмотря на широкий круг вопросов, обсуждаемых в монографии, она написана в целом простым и доступным языком, с интересом и легко читается, богато иллюстрирована. Книга несомненно будет полезна и интересна для всех, кто имеет отношение к луговедению и практическому использованию пойменных лугов.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Об очередных задачах в области классификации растительности. — В кн.: Основные проблемы современной геоботаники. Л.: Наука, 1968, с. 28—41. — *Александрова В. Д.* Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 275 с. — *Грибова С. А., Исаченко Т. И.* Картирование растительности в съемочных масштабах. — В кн.: Полевая геоботаника, т. IV. Л.: Наука, 1972, с. 137—334. — *Еленевский Р. А.* Вопросы изучения и освоения пойм. М.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1936. 100 с. — *Иванов В. В.* Физико-географический очерк Западного Казахстана. — В кн.: Географический сборник, вып. 2. Л.: Географ. о-во СССР, 1953, с. 5—51. — *Ларин И. В.* Почвы и растительность. — В кн.: Уральский округ и его районы, вып. 3, ч. 2. Уральск, 1929, с. 1—315. — *Матвеева Е. П.* Луга советской Прибалтики. Л.: Наука, 1967. 335 с. — *Миркин Б. М.* Критерии доминантов и детерминантов при классификации фитоценозов. — Бот. журн., 1968, т. 58, № 6, с. 767—778. — *Миркин Б. М.* Эколого-флористическая классификация в СССР: итоги и перспективы. — В кн.: Флористические критерии при классификации растительности. Уфа: БФАН СССР, 1981, с. 3—5. — *Савоськина Р. П.* Растительность поймы Урала в пределах Оренбургской области. — В кн.: Растительность речных пойм, методы ее изучения и вопросы рационального использования. Уфа, 1972, с. 119—120. — *Шанцер Е. В.* Аллювий равнинных рек умеренного пояса и его значение для познания закономерностей строения и формирования аллювиальных свит: Тр. Ин-та геол. наук АН СССР, сер. геол., 1951, вып. 135, № 55. 179 с. — *Шенников А. П.* Луговедение. Л.: Изд-во ЛГУ, 1941. 511 с. — *Фурсаев А. Д., Хвалина Н. Я.* Характер растительности долины р. Урала от Уральска до Каспия. — Учен. зап. Саратов. гос. ун-та, т. XVI, вып. 1, биолог. Саратов, 1946, с. 123—145. — *Юркевич И. Д., Буртыс Н. А., Бусько С. Р.* Геоботаническая структура и биологическая продуктивность пойменных лугов. Минск: Наука и техника, 1981. 230 с.

Л. Н. Алексеенко.

Ленинградский государственный университет.

Получено 6 XII 1983.

Е. А. Агелеуов. Пойменные луга реки Урал. — Алма-Ата: Наука, КазССР, 1982. 224 с. Т. 1500. Ц. 2 р.

Е. Р. MATVEYEVA. *E. A. AGELEUOV.* FLOOD PLAIN MEADOWS OF THE URAL RIVER. 1982

Рецензируемая книга состоит из Предисловия, 5 глав, заключения, списка литературы.

Предисловие (с. 3—5) сообщает о площади пойменных лугов р. Урал (1.2 млн. га), имеющих большое значение для заготовки грубых кормов (сена) для животноводства хозяйств Оренбургской, Актюбинской, Уральской и Гурьевской областей. Продуктивность этих лугов невысока. Для ее повышения потребовались многолетние всесторонние геоботанические исследования и разработка научно обоснованных мероприятий по улучшению качества кормов и увеличению их сбора. Проводившиеся ранее исследования растительности в значительной мере устарели и не охватывали пойму р. Урал на всем ее протяжении. Настоящая обобщающая работа основана на многолетних детальных маршрутных исследованиях автора (1962—1982 гг.) лугов поймы р. Урал от Ириклинского водохранилища (в 70 км к северу от г. Орска) до Каспийского моря с использованием обширных литературных данных, в чем и заключается ее новизна и ценность.

Глава 1. «Физико-географические условия бассейна и поймы реки Урал» (с. 6—40). Дана схема бассейна р. Урал, занимающего площадь около 231 тыс. км^2 (в книге ошибочно указана площадь в 220 км^2). Абсолютные высоты от 29.5 (Каспийское море) до 670 м над ур. м. (исток р. Урал). Территория расположена на стыке Европы и Азии. В административном отношении бассейн р. Урал включает часть Челябинской обл. и Башкирской АССР, почти целиком Оренбургскую, Уральскую и Гурьевскую области, а также часть Актюбинской обл. Казахской ССР. Природные условия бассейна крайне неоднородны. Река протекает в нескольких физико-географических зонах, в основном — в степной и пустынной, что накладывает отпечаток на флору и растительность поймы в ее разных участках. Рассматриваются геологическое строение, геоморфология, климат, гидрогеология, эколого-геоморфологические особенности поймы, почвы (приведены таблицы и рисунки). Интересным и новым является деление автором поймы р. Урал на 6 геоботанических районов.

В главе 2 «Флора поймы реки Урал» (с. 41—76) рассматриваются систематический, эколого-фитоценотический и эколого-морфологический состав, экотипы, доминанты, пути формирования флоры поймы р. Урал.

Литературный обзор показывает, что до работы автора ботанические исследования велись фрагментарно, не по всей площади бассейна. Автор собрал большой гербарный материал, обобщил прежние сведения и провел разносторонний анализ флоры, необходимый для дальнейшего изучения растительных сообществ всего бассейна р. Урал. Список видов насчитывает 914 цветковых растений из 70 семейств и 314 родов. Но в нем не учтены весенние и осенние однолетники и виды водных и прибрежно-водных местообитаний. Табл. 5 дает достаточную информацию о составе флоры по семействам и геоботаническим районам. По числу видов преобладают луговые — 375, затем лесолуговые (56), степно-луговые (52) и болотно-луговые (16). Автор установил во флоре бассейна следующие экотипы: мезофитов — 426 (46.6%), ксеромезофитов — 159 (18.4%), гидромезофитов — 77 (8.5%), мезоксерофитов — 86 (9.5%), ксерофитов — 105 (11.5%), мезогигрофитов — 22 (2.4%), гигрофитов — 29 (3.1%). Кроме того, отмечаются 110 видов галофитов и 49 псаммофитов. Соотношение экотипов в разных геоботанических районах различно в соответствии с особенностями климата и почв.

Большое внимание уделено луговым доминантам; при этом даны ссылки на разных авторов, оперировавших этим понятием в разных аспектах. Автор выделяет 45 наиболее конкурентоспособных доминантов и субдоминантов, распространенных в разных участках бассейна р. Урал (табл. 8).

Современные ареалы доминантов автор объединил в 4 группы: бореальную, степную, пустынную и эндемичную. Из доминантов лугов поймы р. Урал 93.4%

связаны с лесной и степной зонами. Среди них преобладают виды европейского происхождения, что еще раз подтверждает мнение ряда ученых об отнесении долины Урала к Европе, а не к Азии. Границу между ними, как считает автор, надо проводить не по р. Урал, а по Мугоджарам и р. Эмбе.

Содержательна табл. 10 «Биоэкологический спектр доминантов пойменных лугов Урала», в которой приводятся сведения о продолжительности жизни доминирующих видов, об их отношении к воде, к поемности, аллювиальности, о жизненных формах, характере побегообразования, а также о составе и структуре сообществ, агробиологических группах. Сделан ряд обоснованных выводов: преобладающие элементы флоры поймы р. Урал — северные (лесные и степные), расселение их по долине шло вниз по реке с Южного Урала, а также из долины р. Волги через ее левые притоки и Общий Сырт. Это обусловило ярко выраженный европейский состав флоры. Незначительная часть флоры формировалась на месте (нижневолжский и прикаспийский элементы). Пустынные виды проникли с юго-востока только после Хвалынской трансгрессии, оказывая влияние на флору Прикаспийского пустынного Урала и ее дельты. Флора и растительность дельты наиболее молодые.

По палеогеографическим данным европейский характер флоры долины р.Урал объясняется не только расселением растений вниз по реке с Южного Урала, но в значительной степени — былой связью долинных лесов и лугов р. Урал с таковыми Волги и ее левых притоков. Впоследствии эта связь была нарушена истреблением лесов в междуречье Волга—Урал.

Глава 3 «Геоботаническая характеристика пойменных лугов реки Урал» (с. 77—165) посвящена обсуждению принципов классификации и выделенным классам формаций (настоящие, остепненные, болотистые луга), распространенным на рассматриваемой территории. Автор принимает доминантный принцип классификации с учетом всего флористического состава ассоциаций и его эколого-биологического спектра, что наиболее полно отвечает поставленным задачам. Всего выявлено 153 ассоциации. В классах формаций предусматриваются 2 подкласса: луга незасоленные и засоленные в разной степени. Приведен и рассмотрен список луговых формаций, в котором встречаются погрешности в латинской транскрипции их наименований (с. 82). Более подробно рассмотрены широко распространенные формации. В целом традиционная классификация лугов, сходных с пойменными лугами рек европейской части СССР, не вызывает особых замечаний и подтверждает вывод автора об отнесении их к лугам европейского типа.

В главе 4 «Географический обзор пойменных лугов реки Урал» (с. 166—195) рассмотрены особенности лугов разных отрезков поймы верхнего и среднего степного Урала, среднего степного межплатформенного, прикаспийского степного и пустынного регионов и дельтовой поймы. На профилях и в таблицах показано размещение разных типов лугов в разных отрезках поймы и геоботанических районах в соответствии с их природными условиями.

Глава 5 называется «Кормовые ресурсы и пути улучшения пойменных лугов Урала. Вопросы охраны природы поймы» (с. 196—204). Первый раздел этой главы написан со знанием объекта и представляет незаурядный научный и особенно прикладной интерес, вопросы же охраны природы рассмотрены схематично, не убедительно и в сущности касаются только животных и рыбного хозяйства, а о флоре и растительности ничего конкретно не сказано, в частности даже не названы редкие растения.

Монография Е. А. Агелеуова впервые дает фундаментальную характеристику пойменных лугов р. Урал на всем протяжении пойменных ландшафтов самой восточной крупной реки европейской части СССР, доказывая правильность отнесения ее к Европе, а не к Азии, как это делалось некоторыми авторами.

Е. П. Матвеева

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 28 III 1983.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.8 (075) Бот. журн., т. 69, № 7

А. А. Яценко-Хмелевский, М. В. Барчукова, К. И. Кобак. Анатомия растений. Лабораторный практикум. — Л.: Изд-во ЛТА, 1982. Побег и корень. 64 с. Т. 900. Ц. 40 к. Строение ксилемы. 48 с. Т. 1000. Ц. 30 к.

V. R. GRIGORYEV, M. U. UMAROV. *A. A. YATSENKO-KHMELEVSKY, M. V. BARCHUKOVA, K. I. KOBAK.* PLANT ANATOMY. LABORATORY MANUAL. 1982

Рецензируемый лабораторный практикум по анатомии растений для студентов-лесоводов подготовлен кафедрой общей экологии, анатомии и физиологии растений Ленинградской лесотехнической академии им. С. М. Кирова. Практикум состоит из двух выпусков, различающихся по объему включенного материала. Первая часть — «Побег и корень» — состоит из Предисловия, Введения и семи глав, из которых первые две посвящены устройству микроскопа и технике микроскопирования, а следующие — классификации тканей (гл. 3) и непосредственно изучаемым объектам (в главах 4—7 рассматриваются растительная клетка, строение стебля, листа и корня). Вторая часть — «Строение ксилемы» — содержит Введение и две главы («Основные структурные признаки древесины и их эволюция», «Определение древесин под микроскопом»). Она целиком посвящена вторичной древесине. Такое распределение материала вполне оправдано, поскольку именно знание структурных особенностей древесины наиболее важно для будущих лесоводов. С полным правом первую часть пособия можно назвать общей, а вторую — специальной.

Предусмотренные пособием препараты принадлежат к числу традиционных, давно фигурирующих в наставлениях по анатомии растений, однако авторы отказались от традиционного понимания практикума как толкователя препаратов. Как в первой, так и во второй частях практикума содержится немало материала теоретического порядка, сообщаемого обычно со страниц фундаментальных руководств. Так, целиком «теоретической» оказалась гл. 3 («Классификация тканей»); каждой последующей главе также предпосылается краткое вступление-обзор. Теоретическим вопросам уделено около 1/3 текста. Комментируя препараты, авторы используют каждый объем для разговора о закономерностях общего порядка. На с. 19, I (здесь и ниже в ссылках указаны страница и выпуск: I — «Побег и корень», II — «Строение ксилемы»), например, поддерживается далеко не общепринятая в наше время точка зрения на границы понятия «эндодерма»; на с. 60, I освещается проблема становления структуры корня в процессе эволюции; на с. 4, II при сопоставлении пикно- и маноксилии студентов подводят к сути понятия энтропии и т. п. Авторы не упускают случая обратить внимание на единство формы и функции, используя для этого наиболее яркие примеры (кольчатые и спиральные сосуды протоксилемы на с. 25, I, амфи- и гипостоматические листья на с. 51, I и многие другие признаки анатомических структур).

К числу достоинств следует отнести и некоторые дидактические особенности рецензируемого руководства. Это прежде всего сознательно допускаемые авторами повторения: «. . . если студент не прочтет какое-либо важное положение в одном месте, то он встретит его в другом», — читаем в Предисловии (с. 4, I). Своеобразен язык пособия. Он насыщен разговорными оборотами, и это порою придает изложению характер доверительной беседы. Такая манера подачи материала особенно уместна, поскольку большинство первокурсников едва успело сменить школьный класс на вузовскую лабораторию. Во многих местах текста можно встретить нужные и уместные практические советы обучающимся. Приведем два примера: «Самое главное, не срисовывайте в тетрадь рисунок из книги. Это совершенно бессмысленное занятие. Лучше плохо нарисовать с натуры, чем аккуратно срисовать с готового рисунка» (с. 31, I). Напутствуя студентов перед началом работы с определителем, авторы пишут: «Не торопитесь переходить от одного пункта „ключа“ к другому. Рассматривайте не одно только поле зрения, а по возможности весь препарат. Не стесняйтесь спрашивать у преподавателя, помните, цель работы не состоит в том, чтобы вы правильно определили породу, а в самом процессе определения. Это не только некоторый итог всей проделанной работы, но и выработка определенного метода, в чем и заключается

интерес любого поиска, основанного на определенной логической последовательности» (с. 27, II). Кстати, дихотомический ключ для определения главнейших древесных пород, о котором только что шла речь, составлен очень удачно. Строго альтернативные признаки на каждой ступени, наличие микрофотографий в трех сечениях для всех включенных в определитель объектов делают работу с ключом приятной и весьма полезной, в том числе в воспитательном смысле.

Практикум не свободен от погрешностей. Досадна сумбурность, допущенная при описании флоэмы. Ситовидные клетки авторы называют «главным проводящим элементом флоэмы» (с. 20, I), в дальнейшем подразделяя их на ситовидные элементы и ситовидные трубки, тогда как общепринято соподчинение ситовидных клеток и ситовидных трубок (вернее элементов последних) более общему понятию «ситовидный элемент». Далее следует: «На целлюлозных оболочках этой клетки образуются довольно сложно устроенные поры, называемые ситовидным полем. Эти поры представляют собой канальцы в толще вторичной оболочки ситовидной клетки, канальцы сквозные, но заполненные цитоплазмой (рис. 9). Каждый такой каналец выстлан по краям особым веществом — углеводом-каллозой» (с. 20, I). Приведенная цитата насыщена столь явными неточностями и противоречиями, что комментировать ее нет необходимости. Только невнимательностью можно объяснить неправильное истолкование экзархности и эндархности на с . 57, I. На с. 48, I вкралось ошибочное упоминание о двухлакунных узлах. К сожалению, перечень погрешностей, хотя и не столь значительных, мог бы быть продолжен. Попутно следует отметить, что вторая часть практикума четкостью изложения и почти полным отсутствием всякого рода ошибок выгодно отличается от первой.

Замечания необходимо сделать также по поводу иллюстраций. Сами по себе они удачно подобраны и в основном хорошо воспроизведены, хотя на некоторых микрофотографиях (рис. 14, 20, 22, I) отдельные детали различить невозможно. Не всегда подписи соответствуют характеру рисунков. Так, действуя по стереотипу, авторы бóльшую часть иллюстраций называют схемами (например, «Схема строения проводящего пучка стебля кукурузы», и т. д.), между тем «схемы» в большинстве случаев оказываются детальными рисунками или микрофотографиями. В перекомпоновке нуждаются рис. 7 и 8, где деталь рис. 8, *в* следует перенести в рис. 7.

Недостатки практикума не умаляют его достоинств и легко могут быть устранены при подготовке к следующему изданию, в необходимости которого рецензенты не сомневаются. Коллективу авторов во главе с А. А. Яценко-Хмелевским удалось создать оригинальное и во всех отношениях полезное пособие. Оно может выйти за рамки укзоведомственного использования и найти применение в университетах, где планы специализации включают анатомию растений.

В. Р. Григорьев, М. У. Умаров.

Чечено-Ингушский государственный университет, Грозный.

Получено 16 V 1983.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31

ТРЕТЬИ ГОРДЯГИНСКИЕ ЧТЕНИЯ

E. L. LYUBARSKY, V. I. POLUYANOVA. THE 3D GORDYAGIN READINGS

Кафедра ботаники Казанского государственного университета и Казанское отделение ВБО, начиная с 1977 г., регулярно организуют и проводят один раз в три года Гордягинские чтения (Любарский, Полуянова, 1979, 1981).

1 ноября 1983 г. в Казани состоялись третьи Гордягинские чтения. После вступительного слова председателя Казанского отделения ВБО профессора Е. Л. Любарского были заслушаны два доклада.

А. В. Колоскова (Казанский государственный университет) выступила с докладом «Вклад А. Я. Гордягина в изучение почвенного покрова России». Начав с воспоминаний о личных неизгладимых впечатлениях о А. Я. Гордягине во время ее студенческих лет, Колоскова глубоко и всесторонне охарактеризовала роль Гордягина в развитии советского почвоведения, особо отметив оригинальность и комплексность его исследований как геоботаника-почвоведа, что оказало огромное влияние на формирование и казанской геоботанической школы, и казанской школы почвоведов.

В. В. Галицкий (Институт почвоведения и фотосинтеза АН СССР) в докладе «Горизонтальная структура и динамика растительного сообщества» сделал обзор оригинальных работ лаборатории по геометрическому моделированию горизонтальной структуры растительного сообщества и ее динамики в процессе развития сообщества.

Оба доклада были встречены с большим интересом. В обсуждении докладов приняли активное участие В. С. Порфирьев, Е. Л. Любарский, В. И. Полуянова, Н. Г. Афанасьева, Р. Г. Иванова, М. В. Марков, Т. Н. Добрецова.

Принято решение о разработке совместной программы теоретических и экспериментальных исследований структуры ценопопуляций и растительных сообществ кафедрой ботаники Казанского университета и лабораторией моделирования фитоценозов Института почвоведения и фотосинтеза АН СССР.

ЛИТЕРАТУРА

Любарский Е. Л., Полуянова В. И. Гордягинские чтения. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 1, с. 149—150. — *Любарский Е. Л., Полуянова В. И.* Вторые Гордягинские чтения. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 5, с. 763.

Е. Л. Любарский, В. И. Полуянова.

Казанский государственный университет.

Получено 11 XI 1983.

УДК 12.56.141 : 577.95 Бот. журн., т. 69, № 7

ВСЕСОЮЗНАЯ СЕССИЯ «НАУЧНОЕ НАСЛЕДИЕ В. В. АЛЕХИНА И РАЗВИТИЕ ЕГО ИДЕЙ В ЗАПОВЕДНОМ ДЕЛЕ», ПОСВЯЩЕННАЯ 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ ПРОФЕССОРА В. В. АЛЕХИНА

(Центрально-черноземный государственный заповедник им. проф. В. В. Алехина, пос. Заповедный, 15—18 VI 1982)

A. M. KRASNITZKY, A. A. GUSEV. THE ALL-UNION SESSION «SCIENTIFIC HERITAGE OF V. V. ALEKHIN AND THE DEVELOPMENT OF HIS IDEAS ON THE RESERVES», DEVOTED TO THE 100TH BIRTHDAY OF PROFESSOR V. V. ALEKHIN (V. V. ALEKHIN CENTRAL CHERNOZEM STATE RESERVE, SETTLEMENT ZAPOVEDNY, 15-18 VI 1982)

Профессор В. В. Алехин — крупнейший фитоценолог, внесший существенный вклад в разработку теоретических основ фитоценологии, вопросов зональных закономерностей формирования растительного покрова лесостепи, методов изучения степной растительности. Особенно много Алехин сделал для охраны степного фитоценотического комплекса центральной лесостепи, в том числе в 1935 г. он организовал Центрально-Черноземный государственный заповедник (ЦЧГЗ), которому впоследствии было присвоено его имя.

Сессия «Научное наследие В. В. Алехина и развитие его идей в заповедном деле», посвященная 100-летию со дня его рождения, была организована Центрально-Черноземным государственным заповедником Главного управления охотничьего хозяйства и заповедников при Совете Министров РСФСР и Курским отделением Всесоюзного ботанического общества.

В работе сессии приняло участие 60 научных сотрудников из 26 учреждений и организаций, представляющих крупные научные учреждения страны — Московский, Ленинградский, Киевский, Симферопольский и Воронежский государственные университеты, Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), Институт географии АН СССР (ИГ АН СССР), Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова (ИЭМЭЖ), Львовское отделение Института ботаники им. Н. Г. Холодного (ИБ АН УССР), Всесоюзный научно-исследовательский институт охраны природы и заповедного дела МСХ СССР (ВНИИОПЗД), Центральная научно-исследовательская лаборатория Главохоты РСФСР (ЦНИЛ), Лаборатория мониторинга природной среды и климата Госкомгидромета СССР (ЛАМ), Ленинградский государственный педагогический институт им. А. И. Герцена (ЛГПИ), Научно-исследовательский институт сельского хозяйства ЦЧО им. В. В. Докучаева, Институт географии Сибири и Дальнего Востока (ИГС и ДВ) СО АН СССР, Курское отделение Всесоюзного ботанического общества, Курский государственный педагогический институт (КГПИ), Курский медицинский институт, Волжско-Камский, Карпатский, Каневский, Центрально-Черноземный государственные заповедники, Никитский ботанический сад ВАСХНИЛ, Курское общество охраны природы, Всесоюзный научно-исследовательский институт земледелия и защиты почв от эрозии. В работе сессии принял участие доктор Ярослав Богач, сотрудник Института экологии ландшафтов (г. Прага, АН ЧССР). К началу проведения научной сессии были опубликованы тезисы 41 доклада.

Программа сессии включала 2 пленарных заседания (при открытии и закрытии сессии), 4 заседания секций (утренние и вечерние).

15 июня перед началом научной сессии была проведена церемония торжественного заложения памятника профессору В. В. Алехину, организатору ЦЧГЗ и первому исследователю его природы. На церемонии выступили директор заповедника кандидат сельскохозяйственных наук А. М. Краснитский и заведующий Львовским отделением ИБ АН УССР доктор биологических наук С. М. Стойко.

Пленарное заседание было открыто докладом директора заповедника **А. М. Краснитского** «Центрально-Черноземный заповедник — итоги и перспективы деятельности». Значительное место в докладе было уделено теоретическим и практическим вопросам заповедного дела. Было подчеркнуто, что длительная научная и природоохранная деятельность ЦЧГЗ подтвердила правильность принципиальных положений профессора Алехина о научном и практическом значении заповедников.

В. Д. Утехин (ИГ АН СССР) и **Т. А. Работнов** (МГУ) представили доклад «О режимах использования травяных биогеоценозов в заповедниках». В докладе отражена концепция авторов по режимам использования травяных сообществ. Показаны влияние кошения, диких и сельскохозяйственных животных на формирование состава травяных сообществ и их продуктивность в заповедных условиях, обоснована необходимость проведения в заповедниках соответствующих опытов.

Н. И. Базилевич (ИГ АН СССР) сделала доклад на тему «Исследование функциональной структуры природных геосистем заповедника». Были изложены результаты многолетних наблюдений по изучению балансовой модели круговорота органического вещества в экосистемах заповедника. Докладчик на богатом полевом материале дала представление о высокой замкнутости биологического круговорота в экосистеме абсолютно заповедной луговой степи. Сопоставляя структуру биомассы, фитомассы, удельные скорости обменных процессов, отношение интенсивности абиотических потоков к валовой продукции экосистемы косимой и абсолютно заповедной луговой степи, автор приходит к выводу, что последняя, как и большинство травяных экосистем автономных ландшафтов умеренной зоны, характеризуется высокой интенсивностью продукционного процесса, экономичностью и практически полной замкнутостью биологического круговорота, что заметно отличает их от экосистем, подверженных антропогенному влиянию (выкашиваемые луговые степи).

С. М. Стойко (Львовское отделение ИБ АН УССР) выступил с докладом «Интегральные созологические критерии усовершенствования биогеоценотической репрезентативности сети природно-заповедного фонда». Автор показал, что для успешного решения в будущем многоплановых задач заповедного дела в рамках интегральной науки — неосозологии — необходимо сформировать специальную научную дисциплину — созологию заповедных экосистем.

В. П. Сошнина (ЦЧГЗ) в своем докладе «Влияние эколого-фитоценотических факторов на распространение микромицетов» привела сравнительные материалы наблюдений за распространением микромицетов в луговой степи с различным режимом использования. Сделан вывод о том, что пораженность растений паразитными микромицетами в абсолютно заповедной степи выше, чем в косимой в 1.5—2 раза. Автор связывает это с тем, что на косимом участке бóльшая часть спор паразитов изымается вместе со скошенным травостоем, а на участке абсолютно заповедной степи они остаются на отмерших остатках растений.

В. С. Жмыхова (ЦЧГЗ) сделала доклад на тему «Изучение сезонной динамики фитоценозов при разных режимах использования», в котором проанализировала воздействие косимого и пастбищного режимов на аспективность луговой степи. Анализ количественных учетов показал, что большинство аспектов хорошо выражено при сенокосообоОт ном[1] режиме охраны, постоянно косимый режим сокращает число цветущих побегов у большинства аспектирующих видов. Выпасаемый режим охраны благотворно влияет лишь на развитие сон-травы, горицвета весеннего, шалфея лугового и др. В условиях абсолютно заповедного режима хорошего развития достигают многие степные растения: первоцвет весенний, ковыль перистый и др. Автор заключает, что в условиях заповедника целесообразно применение всех режимов использования.

М. И. Падеревская (КГПИ) выступила с докладом «Семейственный спектр флоры Курской области». В последнее время автор с сотрудниками выявили в Курской обл. 153 вида редких и подлежащих охране растений, в связи с чем сделан вывод о необходимости выделения новых охраняемых территорий с рациональным использованием растительного покрова.

Доклад **А. М. Краснитского** и **Г. П. Сошнина** (ЦЧГЗ) «Динамика естественного распространения деревьев и кустарников на некосимой залежи Центрально-Черноземного заповедника» явился логичным завершением многолетнего изучения процесса распространения деревьев и кустарников по некосимой залежи. На основании проведенных исследований высказано предположение, что на залежи ожидается дальнейшее распространение многих видов: груши, ильма, терна, шиповника, а также вишни степной и формирование кустарниковых редколесий. В условиях луговых степей заповедника залежный процесс при некосимом режиме сопровождается интенсивным зарастанием деревьями и кустарниками.

С. А. Дыренков (ЛГПИ) представил доклад «Самые старые деревья и древостои „Вепского леса“», в котором привел данные о старовозрастных древостоях с господством ели, сосны, березы и осины. Исследования по определению возраста деревьев показали, что возраст осины в урочище Мунд-озеро оказался равным 274 годам, предельный возраст ели — 390, сосны — около 400, березы — 160 лет.

Л. Д. Исаева-Петрова (ИГ АН СССР) в докладе «Историко-фитоценотические исследования лесостепи и их роль в системе мероприятий по охране растительности» коснулась вопросов исторической обусловленности растительного покрова. На основании палинологических исследований автор приходит к выводу, что в начале голоцена (8—10 тыс. лет назад)

[1] В ЦЧГЗ с 1959 г. введен режим 4-польного сенокосооборота, при котором степь 3 года выкашивается, а один год нет.

исследуемая территория была занята травянистой растительностью, в атлантическом периоде (7—4.6 тыс. лет назад) по склонам балок появились широколиственные деревья, большую роль в растительном покрове стали играть виды, свойственные современной растительности района. Позднее, к началу суббореального времени, с увеличением влажности климата произошла смена разнотравно-дерновиннозлаковых степных формаций лугово-степными, а на водоразделах распространились дубравы. Проведенные исследования позволяют не только выявлять исторические тенденции в развитии растительности, но и прогнозировать состояние растительного покрова.

В. Д. Собакинских (ЦЧГЗ) в докладе «Динамика надземной фитомассы луговой степи в разные по погодным условиям годы» показал, что луговые степи, сохранившиеся в заповеднике в относительно ненарушенном состоянии, образуют максимальную надземную фитомассу, как правило, после засушливого года, за которым следуют нормальные по увлажнению годы.

В. И. Елисеева (ЦЧГЗ) представила доклад на тему «Влияние разных режимов содержания лугостепи на состав и структуру населения позвоночных животных», в котором показала, что абсолютно заповедный режим приводит к обогащению фауны и увеличению общей численности населения позвоночных животных преимущественно за счет широкораспространенных видов (луговых, лесолуговых, лесоопушечных). В то же время этот режим неблагоприятен для немногочисленной группы степняков.

На заседании сессии, кроме того, выступили **Д. Д. Сухарюк** (Карпатский заповедник) с докладом «Охрана редких видов растений Карпатского заповедника», **О. С. Игнатенко** (ЦЧГЗ) — «Некоторые данные о флоре охранной зоны Стрелецкого участка Центрально-Черноземного заповедника», **В. Д. Токарева** (Курский медицинский институт) — «Системный подход к разработке режима рационального использования дикорастущих полезных растений», **Л. В. Пояркова** (Волжско-Камский государственный заповедник) — «Формирование остепненных сообществ в пределах лесной зоны Волжско-Камского заповедника», **Н. П. Яценко** (Каневский заповедник) — «Перспективы охраны лугово-степной растительности», **П. Г. Ященко** (Львовское отделение ИБ АН УССР) — «О заповедании луговой флоры и растительности в Шацком национальном парке», **А. А. Гусев** (ЦЧГЗ) —«Функциональная роль копытных в биогеоценозах лесостепи», **А. Д. Покаржевский** (ИЭМЭЖ) — «Почвенные животные как составной компонент лугово-степных биогеоценозов Центрально-Черноземного заповедника», **Л. П. Мыцик** (Никитский ботанический сад ВАСХНИЛ) — «Восстановление целин в центральной части Крыма», **Ярослав Богач** (Институт экологии ландшафтов АН ЧССР) — «Жуки стафилиниды в лугово-степных сообществах Центрально-Черноземного заповедника», **Ю. Л. Анищенко** (ЛАМ) — «О работе лаборатории мониторинга в Центрально-Черноземном заповеднике», **Ф. И. Хакимзянова, О. С. Зайченко** (ИГС и ДВ СО АН СССР) — «Изменение растительности степи Минусинской котловины», **Н. А. Гусева** (ЦЧГЗ) — «Почвенные сапрофаги — участники разложения растительного опада в лесостепи», **Ф. Ф. Топольный** (ЦЧГЗ) — «Особенности гидротермического режима мощных черноземов абсолютно заповедной и косимой целины».

Значительное место в докладах и дискуссиях было уделено теоретическим и практическим вопросам заповедного дела, режиму и задачам охраны растительного покрова и животного мира, а также функционированию заповедных экосистем. Было подчеркнуто, что длительная научная и природоохранная деятельность ЦЧГЗ подтвердила правильность принципиальных положений В. В. Алехина. На основании многолетних наблюдений в заповеднике и за его пределами большинство докладчиков высказали мнение о преимуществах абсолютно заповедного режима охраны луговых степей по сравнению с косимым, сенокосооборотным и пастбищным. Учитывая то, что разные виды животных и растений не одинаково реагируют на различные природоохранные режимы, в ряде заповедников практикуют комбинированный режим охраны, при котором имеются абсолютно заповедные участки, периодически или ежегодно скашиваемые и выпасаемые. Однако соотношение площадей каждого варианта охраны до сих пор теоретически не обосновано.

На сессии было констатировано, что научная деятельность ЦЧГЗ продолжает и развивает программу, намеченную Алехиным. Его методический подход был положен в основу территориальной организации, включающей расширение площади заповедника и углубление комплексных природоохранных исследований, проводимых с привлечением ведущих научно-исследовательских учреждений страны. В настоящее время ЦЧГЗ является наиболее представительным заповедником в лесостепной зоне Русской равнины. В 1979 г. он включен в международную сеть биосферных заповедников и, таким образом, приобрел международное признание. Исключительно важное значение имеет заповедник при подготовке научных кад-

ров и студентов биологического профиля. Высоко оценена просветительная роль заповедника в пропаганде ленинских идей охраны природы и экологических знаний.

Участники сессии высказали мнение, что современное функционирование заповедников является претворением в жизнь научно обоснованных принципов охраны природы, разработанных отечественными учеными, среди которых видное место принадлежит профессору В. В. Алехину. В целях повышения эффективности функционирования заповедных биогеоценозов необходимо усилить разработку их интегральной охраны и ускорить применение теоретически обоснованных оптимальных режимов охраны заповедных экосистем в целом. Оценивая с экологических позиций преимущество абсолютно заповедного режима охраны луговых степей по сравнению с сенокосооборотным и косимым, участники сессии рекомендовали ЦЧГЗ пересмотреть соотношение площадей с разными режимами охраны луговой степи и привести их в равновеликое соотношение.

Было принято обращение к Курскому и Белгородскому облисполкомам с просьбой рассмотреть предложения ЦЧГЗ о расширении заповедной территории на 500 га за счет земель, прилегающих к его границам, а также об организации нового участка площадью до 1000 га, включающего нагорные дубравы и луговые пойменные участки.

В целях качественного улучшения условий охраны территории ЦЧГЗ и его функционирования как Международного биосферного заповедника решено принять новое «Положение» об его охранной зоне, а также действенные меры по прекращению отрицательного воздействия на его природные комплексы животноводческих ферм Курского района (колхоза «Большевик» и совхоза по откорму крупного рогатого скота). В резолюции сессия обратилась к Белгородскому облисполкому с просьбой принять эффективные меры по прекращению подтопления Ямского участка заповедника водами водохранилища Лебединского ГОКа.

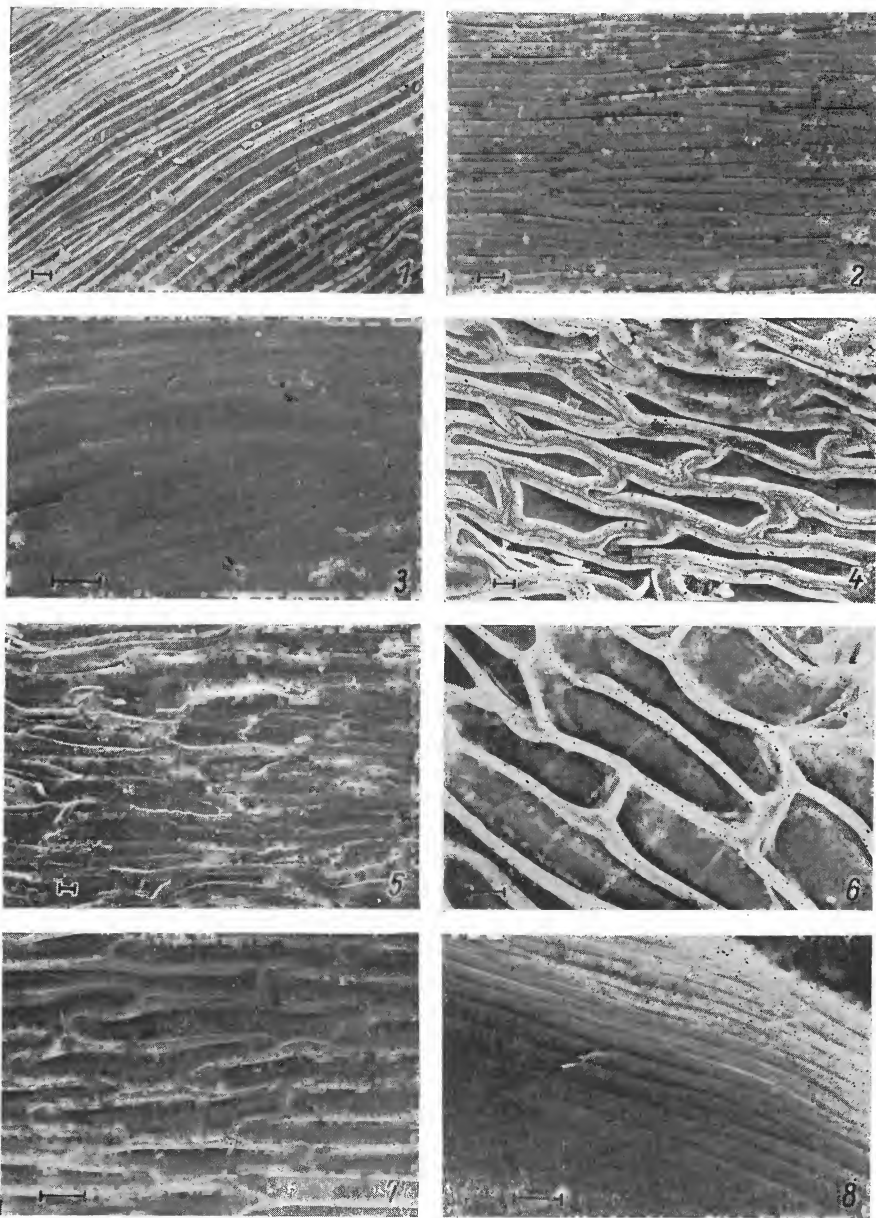
Участники сессии выразили глубокую благодарность работникам ЦЧГЗ за инициативу проведения научной сессии и хорошую организацию ее работы.

А. М. Краснитский, А. А. Гусев.

Центрально-Черноземный государственный (биосферный) заповедник им. проф. В. В. Алехина, Курск.

Получено 7 V 1983.

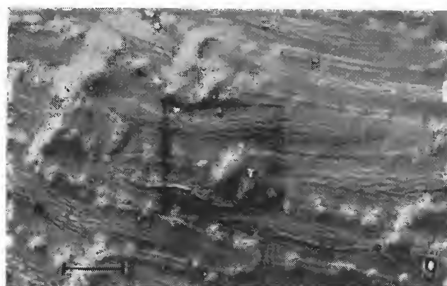
CONTENTS

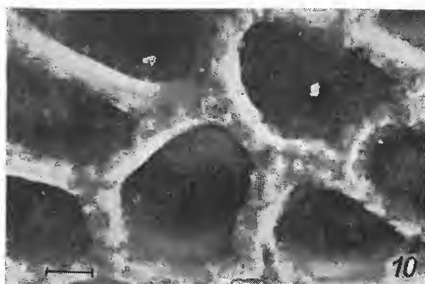


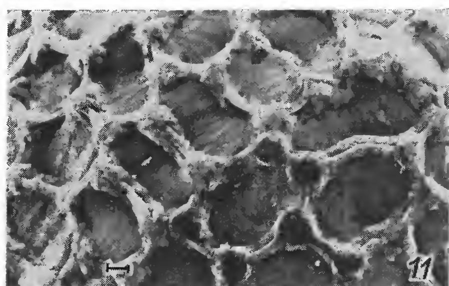
Фрагменты поверхности семян различных видов сем. *Campanulaceae*, соответствующие выделенным группам (*1—14*), и общий вид семян (*15*, *16*).

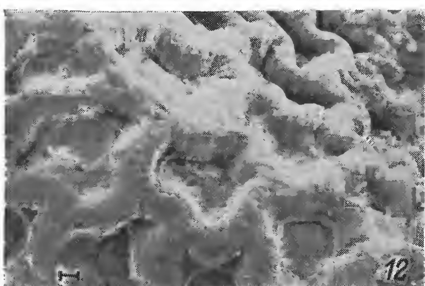
В левом нижнем углу фотографии дана масштабная линейка — *1—14* — 10 мкм, *15*, *16* — 100 мкм. *1* — *Campanula medium*, *2* — *C. hypopolia*, *3* — *Legousia perfoliata*, *4* — *Ostrowskia magnifica*, *5* — *Edrajanthus dalmaticus*, *6* — *Lobelia georgiana*, *7* — *Campanula rotundifolia*, *8* — *C. erinus*, *9* — *C. albovii*, *10* — *C. carpatica*, *11* — *Isotoma axillaris*, *12* — *Canarina canariensis*, *13* — *Codonopsis meliagris*, *14* — *Musschia wollastonii*, *15* — *Michauxia laevigata*, *16* — *Campanula glomerata*.

К с. 891

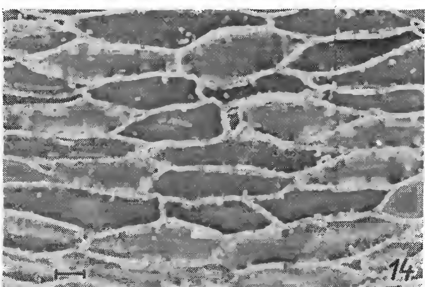


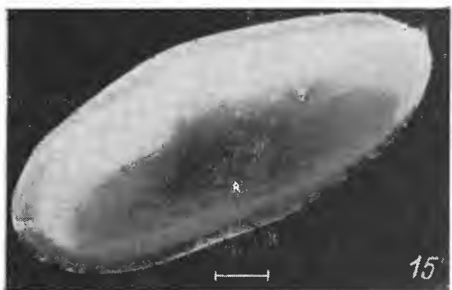














Продолжение рисунка.

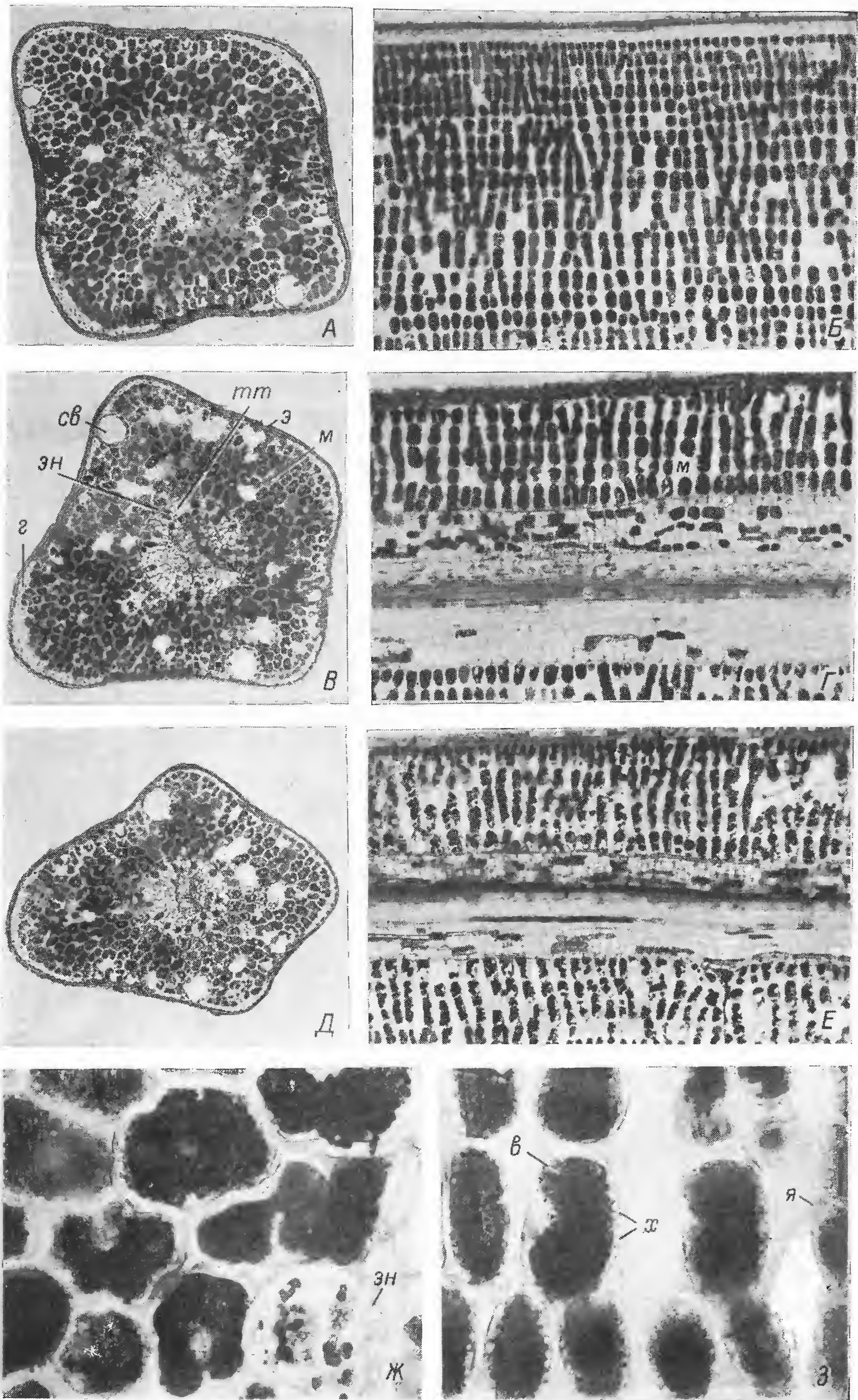


Рис. 2. Структура хвои из разных частей кроны *Picea obovata*.

Поперечные и продольные срезы хвоинок, взятых из верхней (*А*, *Б*), средней (*В*, *Г*) и нижней (*Д*, *Е*) частей кроны и группа клеток мезофилла на поперечном (*Ж*) и тангентальном (*З*) сечениях хвоинок, взятых из верхней части кроны (*тт* — трансфузионная ткань, *эн* — эндодерма, *м* — мезофилл, *г* — гиподерма, *св* — смоляное вместилище, *э* — эпидерма, *я* — ядро, *в* — вакуоли, *х* — хлоропласты).
Увел.: *А*, *В*, *Д* — 39; *Б*, *Г*, *Е* — 63; *Ж*, *З* — 162.

К ст. Э. Г. Торгашевой, с. 923



Рис. 1. Хлоропласт клетки палисадной паренхимы листа *Morus alba* в период старения (контроль).

г — грана, *кз* — крахмальное зерно, *мк* — межклетник, *мт* — межгранные тилакоиды, *ох* — оболочка хлоропласта, *пг* — пластоглобула, *пр* — пластидный ретикулум, *сх* — строма хлоропласта. ×48 600.

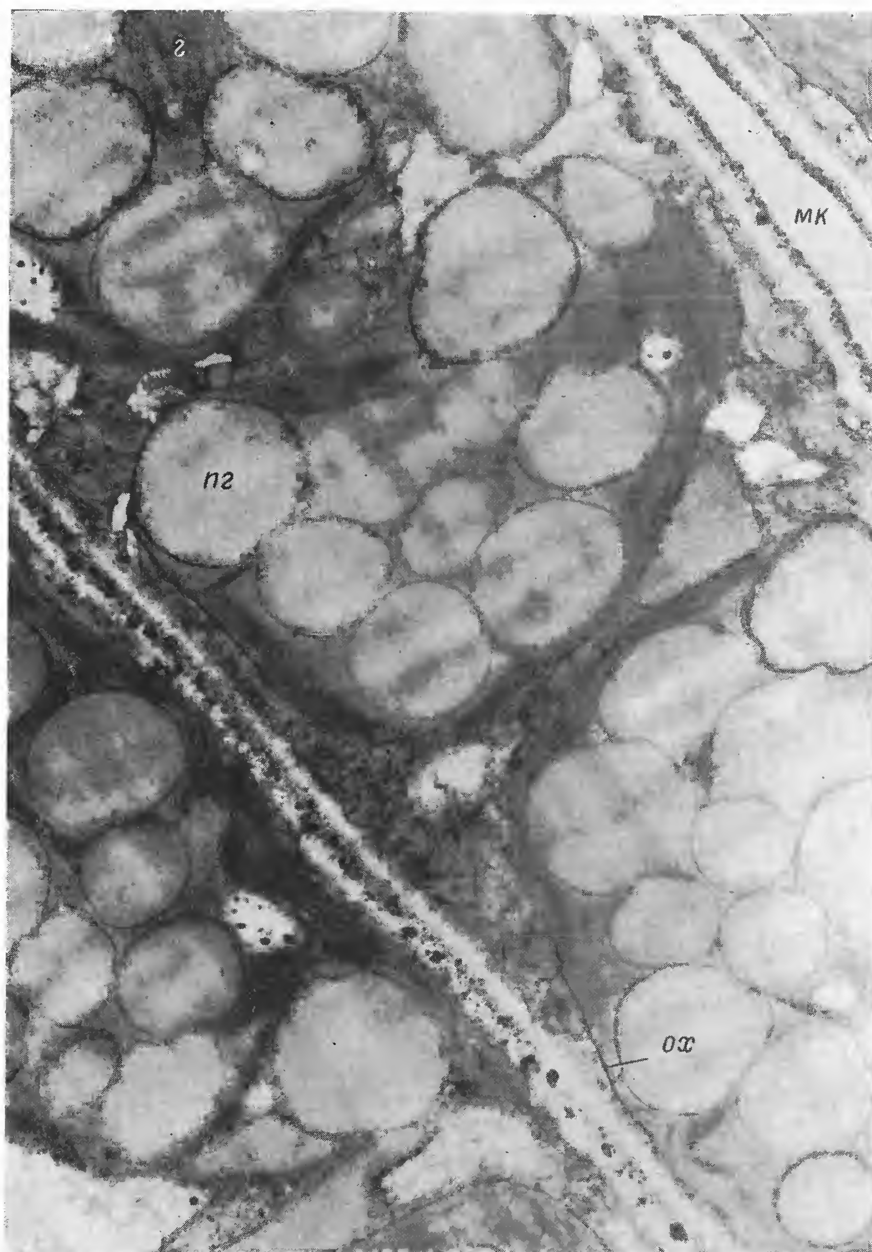


Рис. 2. Клетка палисадной паренхимы листа *Morus alba* в период старения (в условиях алюминиевого завода).

Обозначения те же, что на рис. 1. ×13 150.

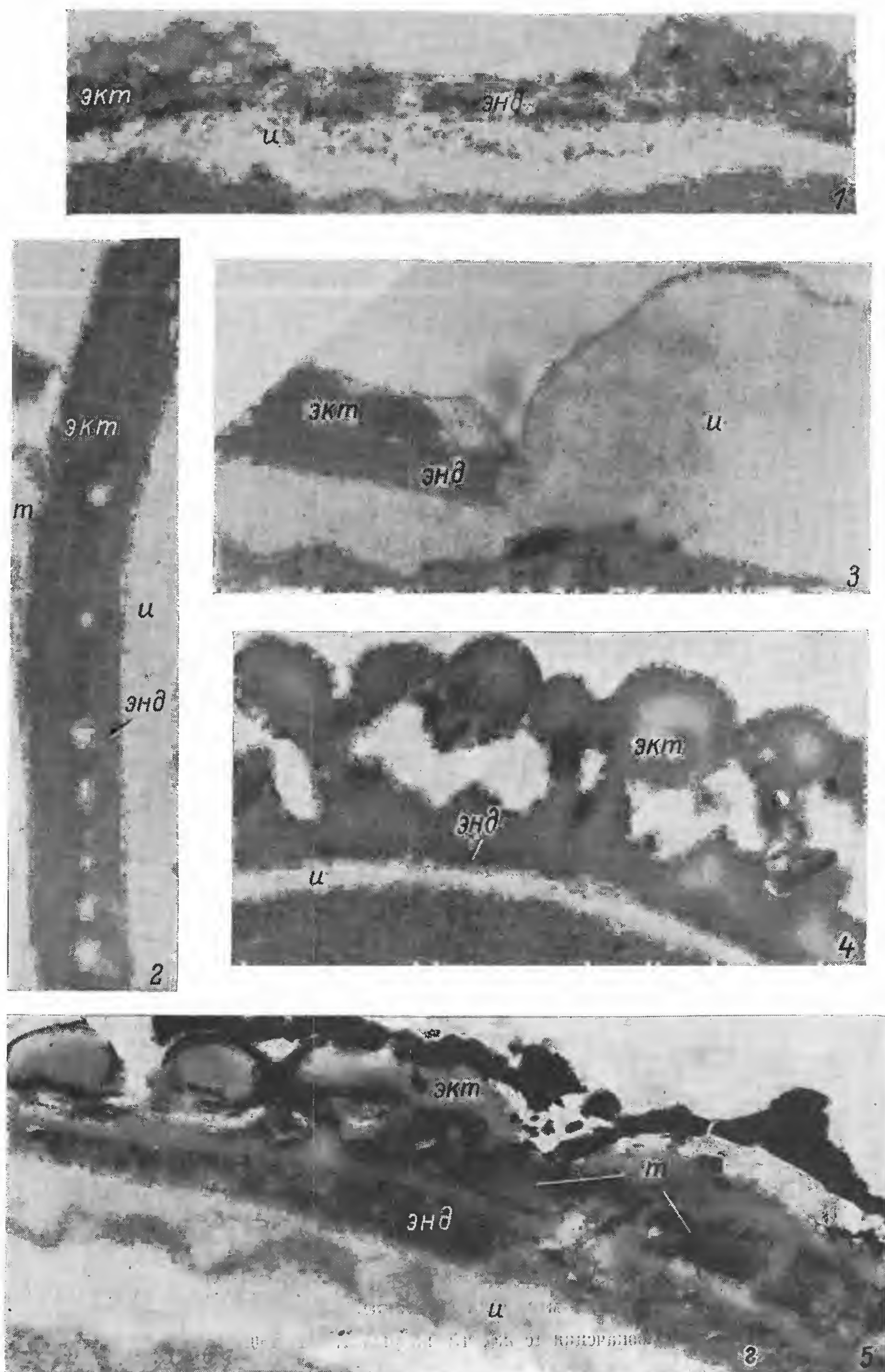


Рис. 1. Срезы оболочки пыльцевого зерна.

1, *4* — *Achlys triphylla* (*1* — район апертуры, ×15 800; *4* — ×22 000); *2*, *3* — *Berberis dubia* (*2* — ×13 400; *3* — район апертуры, ×22 000); *5* — *Bongardia chrysogonum*, ×24 000. *энд* — эндэкзина, *экт* — эктэкзина, *и* — интина, *т* — трифина, *г* — гранулы.

К с. 937

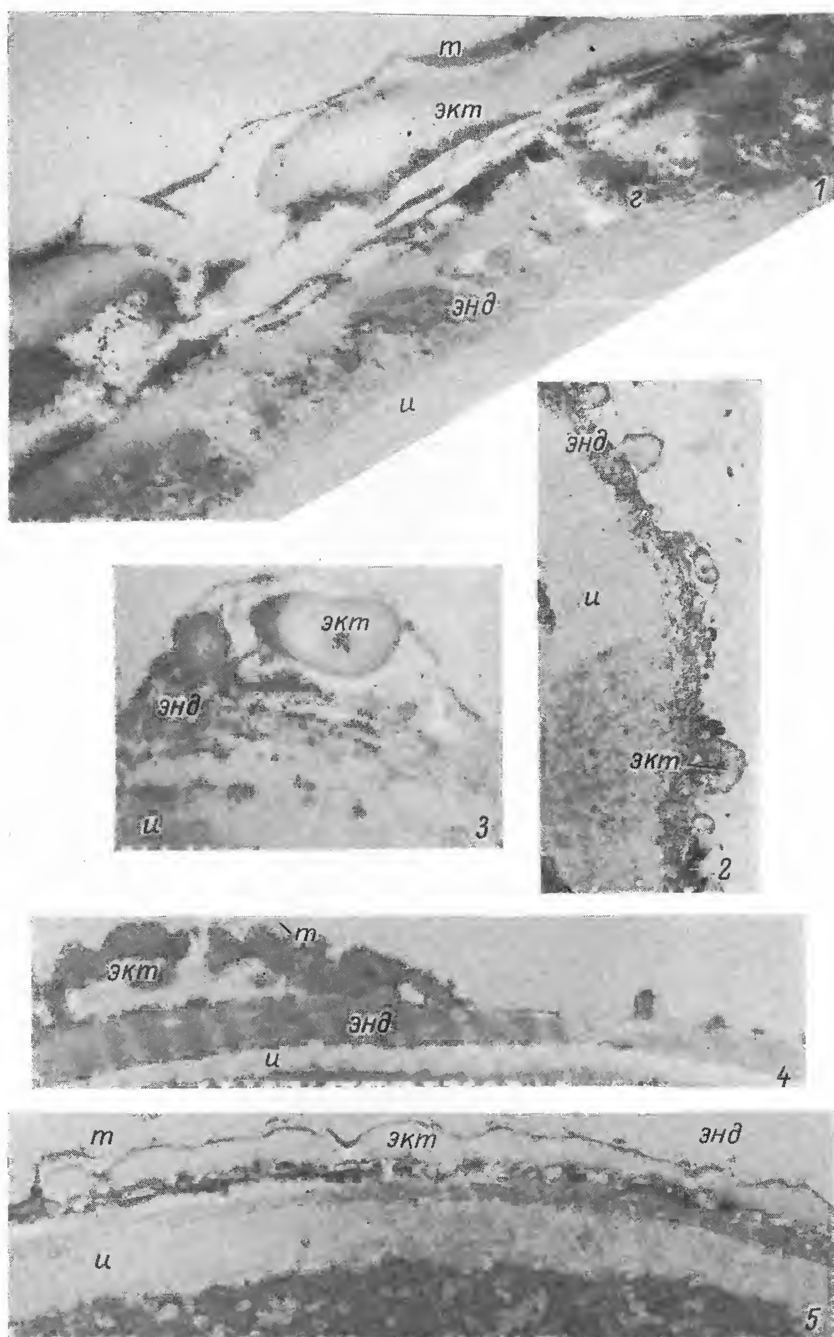
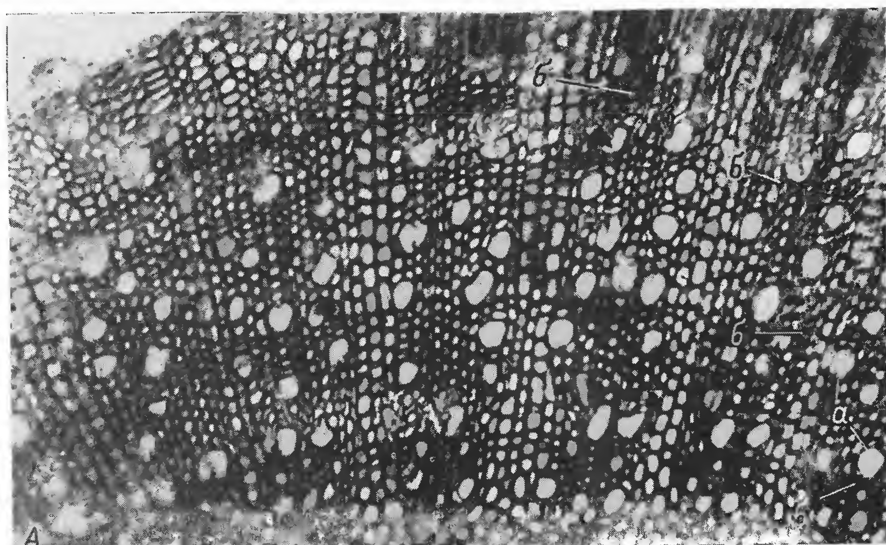
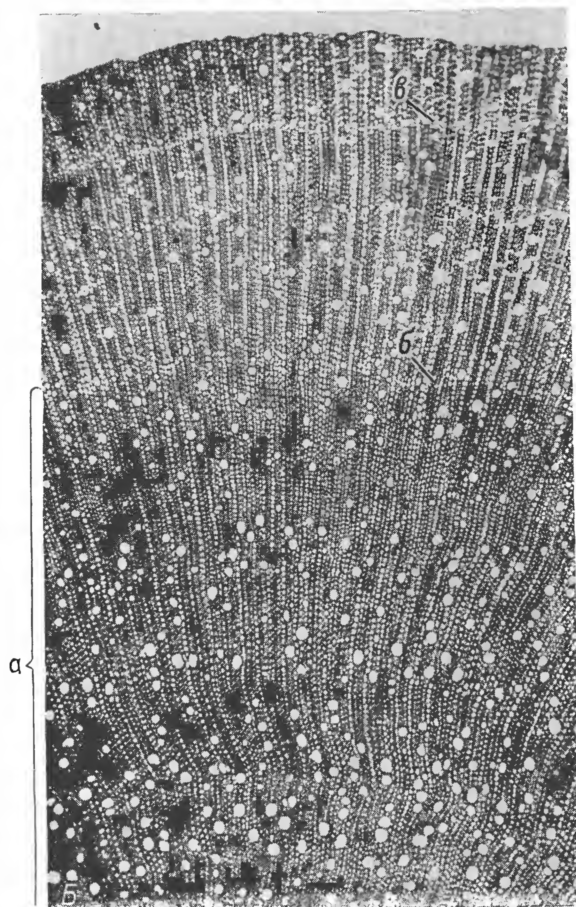
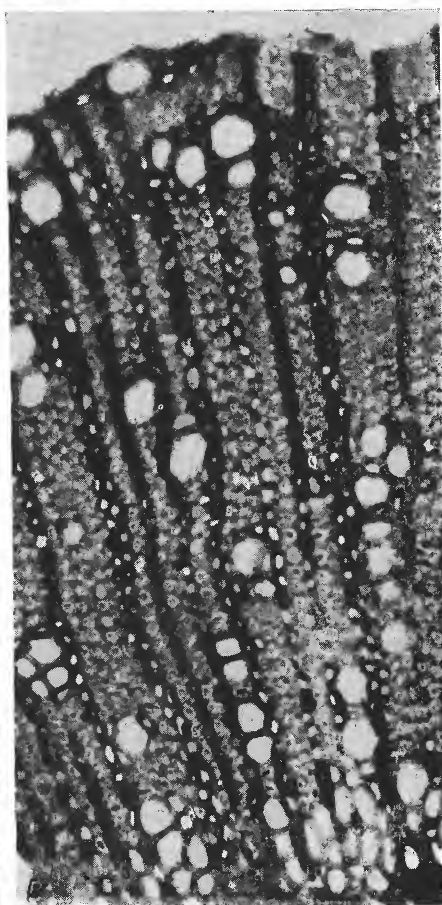


Рис. 2. Срезы оболочки пыльцевого зерна.

1—3, *5* — *Podophyllum peltatum* (*1* — ×40 000; *2* — район апертуры, ×9 800; *3* — срез отдельного бугорка на поверхности мембраны борозды, ×24 000; *5* — ×9 800); *4* — *Gymnospermium alberti*, район апертуры, ×9800. Обозначения те же, что и на рис. 1.







Поперечные срезы: *Gnetum gnemon* — через участок ветви 8-летнего возраста, имевшей пять периодов роста (*А*); *Coffea excelsa* — через участок ветви 14-летнего возраста (*Б*); *Garcinia tinctoria* — через участок ветви 10-летнего возраста, имевшей пять периодов роста (*В*).

А: *а* — сосуды, *б* — граница зоны прироста; ×160; *Б*: *а* — участок древесины 10-летнего возраста; *б*, *в* — границы зоны прироста 11-го (*б*) и 14-го (*в*) годов жизни, ×50; *В* — ×110.

СОДЕРЖАНИЕ

1 р. 90 к.

Индекс
70056